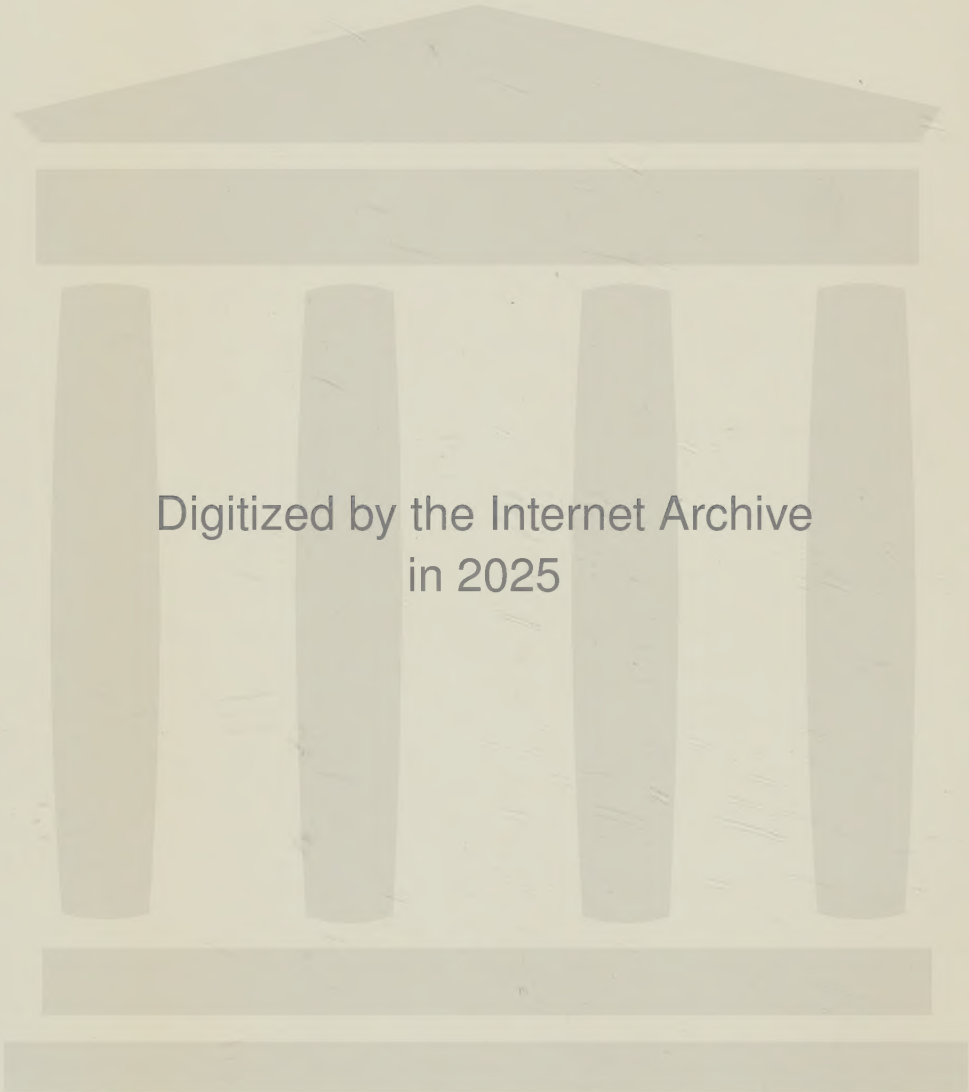
4 J- Leyden
Ind
CP
1935
DISSERTATION

DE ONTWIKKELING VAN DE BRANCHIOGENE ORGANEN BIJ OVIS ARIES

LANE MEDICAL LIBRARY
SAN FRANCISCO

B. M. TORDOIR

DE ONTWIKKELING VAN DE BRANCHIOGENE ORGANEN BIJ OVIS ARIES.


Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/deontwikkelingva0000bern

DE ONTWIKKELING VAN DE BRANCHIOGENE ORGANEN BIJ OVIS ARIES

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE LEIDEN, OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS Dr. W. VAN DER WOUDE, HOOG-LEERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-KUNDE, VOOR DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE VERDEDIGEN OP WOENSDAG 10 JULI 1935 DES NAMIDDAGS TE 2 UUR

DOOR

BERNARDUS MARIA TORDOIR,

GEBOREN TE AMSTERDAM.

N. V. BOEK- EN STEENDRUKKERIJ EDUARD IJDO — LEIDEN.

University of Pennsylvania Library
Exchange Bureau

AAN MIJN OUDERS
AAN MIJN AANSTAANDE VROUW

Bij het verschijnen van dit proefschrift wensch ik U, Hoogleeraren, Lectoren en Privaatdocenten van de Medische en Natuur-philosophische Faculteit van de Universiteit van Amsterdam mijn dank te betuigen voor het voortreffelijke onderwijs, dat ik van U mocht ontvangen.

Met groote eerbied denk ik hierbij aan wijlen mijn leermeester Professor Bolk, *die mij nog juist vóór zijn heengaan tot assistent benoemde. De jaren 1928/30, waarin hij zulk een groot voorbeeld van wilskracht gaf, zal ik nimmer vergeten.*

U, Hooggeleerde Barge, *Hooggeachte Promotor, dank ik voor al wat U voor mij deed. Allereerst dat U mij als assistent in de gelegenheid stelde mijn anatomische kennis te verruimen. Voor Uw belangstelling, Uw stimuleerende opmerkingen, die Gij telkens wanneer ik U om raad kwam vragen met een onbegrensde bereidheid gegeven hebt, ben ik U zeer dankbaar. De prettige sfeer in Uw laboratorium, waardoor ik mijn taak met animo ben begonnen en heb voleind, is wel op de allereerste plaats aan U te danken.*

U, Hooggeleerde Woerdeman *ben ik dankbaar voor wat ik bij U mocht leeren gedurende de tijd, dat ik assistent bij U was.*

Uw groote bereidwilligheid, die U mij o.a. nog onlangs betoonde, wordt door mij op hooge prijs gesteld.

U, Zeergeleerde Goedbloed *ben ik zeer erkentelijk voor de vriendschap, die ik van U heb mogen ondervinden. Uw dagelijksche belangstelling in mijn werk, waaraan Gij met raad en daad uiting gaaft, is voor mij van zeer veel waarde geweest.*

U, Zeergeleerde Gaillard *mijn dank voor de vele goede raadgevingen die ik van U mocht ontvangen.*

U, Zeer Geachte de Hey *dank ik voor het afbeelden van mijn reconstructies. Van de voortreffelijke wijze, waarop Gij dat deedt, getuigen de volgende bladzijden.*

U, Mevrouw Mestral de Combremont—Lieftinck *en Mejuffrouw* Gisolf, *dank ik hartelijk voor Uw hulp bij de tallooze coupes, die gij voor mij vervaardigde.*

U, Mejuffrouw Maas *ben ik zeer erkentelijk voor de vele fraaie foto's, die U voor mij maakte.*

Mijn mede-assistenten betuig ik mijn oprechten dank voor de prettige samenwerking en de mij betoonde hulp.

U, waarde Sirag *hebt vele jaren gewerkt om het embryologisch materiaal voor onderzoek gereed te maken. De duizende coupes, die Gij gemaakt hebt, vormden het materiaal waarop deze dissertatie gebaseerd is. Dat ik U zeer dankbaar ben, behoeft nauwelijks gezegd.*

Het Personeel van het Anatomisch- en Histologisch Laboratorium mijn dank voor de hulp, die ik van hen zoo vaak heb mogen ondervinden.

Ten slotte dank ik allen, die mij op eenige wijze van dienst waren bij het tot stand komen van dit proefschrift.

INHOUD.

LITERATUUROVERZICHT.

HOOFDSTUK I.

Blz

Inleiding 1

§ 1. Het aantal kieuwspleten en kieuwbogen bij de zoogdieren . . 4

§ 2. De ventrale wand van de kieuwdarm bij de zoogdieren . . 14

§ 3. Vormveranderingen van kieuwbogen en uitwendige kieuwzakjes aan het lichaamsoppervlak bij de zoogdieren 16

§ 4. Zijn gesloten kieuwspleten regel bij de zoogdieren? 19

HOOFDSTUK II. KIEUWSPLETENDERIVATEN.

Inleiding 21

§ 1. Schildklier 22

§ 2. Glandulae parathyreoideae 36

§ 3. Thymus en thymusweefsel elders 48

Lijst van de vraagstellingen 52

EIGEN ONDERZOEK.

HOOFDSTUK III.

Materiaal — Definities — Afkortingen 53

Deel I. De kieuwdarm 56

Samenvatting van deel I 134

Deel II. De derivaten van de inwendige kieuwzakjes 138

Samenvatting van deel II 161

Literatuurlijst 162

Tabel van de afbeeldingen van de schemata, reconstructies en microfoto's 171

LITERATUUROVERZICHT.

HOOFDSTUK I.

DE KIEUWDARM.

Inleiding.

Onder de naam kieuwdarm is men gewoon dat deel van de voordarm te verstaan, waar zich de kieuwen, kieuwspleten en de kieuwbogen ontwikkelen.

Om zich duidelijk voor oogen te stellen, wat hieronder wordt verstaan, kan men het beste de verhoudingen beschrijven, zooals die bij de haaien aangetroffen worden. Bij deze dieren bemerken wij onmiddellijk achter de kop aan iedere zijde een rij spleten. Deze spleten, wier aantal 5—6 of 7 paar bedraagt, staan ongeveer loodrecht op de lichaamsas. Wanneer wij ze zouden sondeeren, zouden zij blijken toegang te geven tot de darmholte. Deze spleten noemt men kieuwspleten, omdat uit hun wand zich de organen ontwikkelen, die voor de zuurstofopname uit het water moeten zorg dragen. Deze organen, wier bouw wij niet zullen beschrijven, zijn de kieuwen. De tusschen de kieuwspleten gelegen weefselbalken noemt men kieuwbogen (ook wel visceraal resp. branchiaalbogen). In elk van hen treft men een arterie (kieuwarterie), een zenuw (kieuwzenuw) en een skeletstaaf aan.

Daar de uitmondingen van de kieuwspleten, zoowel naar de darmholte als naar het lichaamsoppervlak toe ietwat trechtervormig verwijd zijn, kan men zich gemakkelijk voor-

stellen, dat de kieuwbogen op dwarsdoorsnede een meer afgeronde vorm bezitten.

Darmoppervlak zoowel als lichaamsoppervlak krijgen aldus een gegolfd aspect, waarvan de golven de kieuwbogen, de dalen de uitmondingen van de kieuwspleten zijn.

Aan weerszijden van de mediaanlijn ziet men dus een rij naar voren en lateraal gekeerde kieuwbogen.

Wanneer men de daarvoor geschikte haaienembryonen daarop onderzoekt, blijkt, dat de vorming van dit kieuwspletengebied plaats vindt, doordat de darmwand links en rechts een rij uitstulpingen vormt in voorzijwaartsche richting. Inmiddels hebben zich op het lichaamsoppervlak twee rijen groeven gevormd, die met de uitstulpingen van de darm correspondeeren. Tenslotte breken de uitstulpingen in genoemde groeven door.

Resumeerend zien wij dus, dat er een groot aantal kieuwspleten aanwezig is en dat het kieuwspletengebied voornamelijk ten dienste van de ademhaling staat.

Langzamerhand kwam men in de loop der vorige eeuw tot de overtuiging, dat het kieuwspletengebied van de visschen ook voorkwam bij de hoogere gewervelde dieren. Vervulde dit bij de eersten de permanente taak van ademhalingsorganen, bij de laatsten was het daarentegen van tijdelijke aard zònder dat het bij de ademhaling zelf een functie te vervullen had. Typische kieuwen ontbraken dan ook.

Deze gedurende de embryonale phase van de hoogere werveldieren slechts kortstondig bestaande structuren ontleenden dan ook louter op grond van hun vormovereenkomst hun nomenclatuur aan die der visschen en amphibieën. Toch was deze vormovereenkomst niet volkomen.

Algemeen werd n.l. geconstateerd, dat hoe hooger men in de reeks der gewervelde dieren komt, des te geringer het aantal kieuwbogen is. Kortom er heeft dus in de loop der phylogenie reductie plaats gehad. Daarbij komt, dat er,

althans bij de zoogdieren, geen open doch gesloten kieuwspleten voorkomen. Een dunne membraan belet n.l. de communicatie tusschen darmholte en buitenwereld via de kieuwspleten.

Het verschil bij uitnemendheid bestaat evenwel in zijn bestemming.

Is het kieuwspletengebied bij de visschen voornamelijk permanent aanwezig in dienst van de ademhaling, bij de zoogdieren vormt het zich om tot een groote verscheidenheid van structuren met zeer uiteenloopende functie.

Deze structuren nu kan men het gemakkelijkst scheiden in:

A. Een groep, die ontstaat uit de kieuwbogen.
B. Een groep, die ontstaat uit de wand van de kieuwspleten.

Met het oog op ons eigen onderzoek zal bij ons literatuuroverzicht de voornaamste plaats ingenomen worden door de resultaten van die onderzoekers, die de kieuwspleten en hun derivaten tot onderwerp van hun onderzoekingen kozen.

Nadat R a t h k e (1828) een van de eersten was geweest, die op de aanwezigheid van kieuwspleten, kieuwbogen enz. in de ontwikkeling van de hoogere gewervelde dieren gewezen had, werden zij algemeen aangetroffen. Op enkele punten bleef er evenwel verschil van meening.

Enkele van deze staan in zulk een nauw verband met onze doelstellingen, dat zij onvermijdelijk bij onze bespreking van hetgeen de literatuur over de kieuwdarm zelf leert, zullen domineeren.

Het bovenstaande in aanmerking nemend zullen wij bespreken:

§ 1. Het aantal kieuwspleten en kieuwbogen bij de zoogdieren.
§ 2. De ventrale wand van de kieuwdarm bij de zoogdieren.

§ 3. Vormveranderingen van kieuwbogen en uitwendige kieuwzakjes aan het lichaamsoppervlak bij de zoogdieren.
§ 4. Zijn gesloten kieuwspleten regel bij de zoogdieren?

§ 1.

Het aantal kieuwspleten en kieuwbogen bij de zoogdieren.

Evenals bij de haaien, ontwikkelt zich ook het kieuwspletengebied van de zoogdieren voornamelijk van inwendig naar uitwendig èn van oraal naar aboraal.

Het eerst zal dus het eerste kieuwbogenpaar ontstaan, het ligt n.l. het meest oraal. Wanneer deze rechter- en linker eerste kieuwboog reeds duidelijk in het darmlumen gaan promineeren, zijn zij uitwendig nog slechts zwak ontwikkeld. Pas na eenige tijd zullen wij hen aan het lichaamsoppervlak als zoodanig duidelijk kunnen herkennen. Op dezelfde wijze ontwikkelen zich achtereenvolgens de tweede en derde kieuwbogen enz.

Wanneer tenslotte de meest aboraal gelegen kieuwbogen en kieuwspleten het hoogtepunt van hun ontwikkeling bereikt hebben, ziet men de oraal gelegen kieuwbogen alweer hun typische vorm verliezen.

Men moet goed in het oog houden, dat er gedurende de periode, dat er van een kieuwspletengebied sprake is, zijn aspect aan de darmzijde altijd duidelijker is dan aan het lichaamsoppervlak!

Zooals wij reeds even opmerkten vindt men bij de haaien in iedere kieuwboog een kieuwarterie, een kieuwzenuw en een skeletstaaf. Deze drie principieele kenmerken vindt men ook in die structuren, die men, op grond van hun vormovereenkomst, bij de zoogdieren kieuwbogen pleegt te noemen. Uit de te bespreken literatuur zal inmiddels blijken, dat men om het begrip kieuwboog vast te leggen, op het moment dat

hij als zoodanig duidelijk herkenbaar is, nimmer daarvoor ook de momenteele aanwezigheid van een skeletstaaf vereischte, doch hoogstens erop wees, dat uit het bedoelde kieuwboogmateriaal op een later tijdstip een skeletstaaf zich ontwikkelde.

Immers in de permanente kieuwboog van de haaien ontwikkelt zich pas later, in de dan al lang aanwezige kieuwboog een skeletstaaf, terwijl deze bij de zoogdieren pas optreedt op een tijdstip, dat het aspect van de kieuwboog als zoodanig niet meer voldoende duidelijk is en men van het weefsel waarin hij gaat ontstaan alleen kan zeggen, dat het afkomstig is van het materiaal, dat ter plaatse vroèger een kieuwboog vormde.

Dit feit nu moeten wij goed in het oog houden, wanneer wij straks het aantal kieuwspleten en kieuwbogen nader aan de hand van de literatuur gaan beschrijven. Het spreekt vanzelf dat men, alvorens over het aantal kieuwbogen en kieuwspleten te kunnen spreken, zal willen vastleggen wat een kieuwboog is!

Aan deze consequentie is door de verschillende onderzoekers niet immer vastgehouden.

Waar de een reeds met een loutere vormovereenkomst tevreden was, eischte een ander daarbij de aanwezigheid van een vat en een derde ook nog de aanwezigheid van een zenuw.

Gezien het feit, dat het materiaal van de eerste kieuwboog o.a. bijdroeg tot de vorming van de latere mandibula, noemde men hem mandibulairboog. Om analoge reden duidde men de tweede kieuwboog met de naam hyoidboog aan. De volgende kieuwbogen werden gewoon door een rangnummer aangegeven. Deze nomenclatuur geldt voor de geheele reeks der gewervelde dieren.

De nomenclatuur onderging bij de zoogdieren wijzigingen, die eenerzijds gebaseerd waren op de andere bestemming, anderzijds op het afgesloten zijn van de kieuwspleten.

Het als regel door een dunne membraan afgesloten zijn van de kieuwspleten, zoodat er dus geen communicatie meer is tusschen darmholte en buitenwereld, leidde tot het gebruik van andere namen.

Om aan de verwarrende invloed van het groote aantal benamingen te ontkomen, noemen wij de uitstulpingen van de darmwand inwendige kieuwzakjes, die van het lichaamsoppervlak uitwendige kieuwzakjes.

Waar zulks aanbeveling verdient worden andere namen tusschen haakjes vermeld.

Leggen wij tenslotte even in groote lijnen de vorm van de kieuwdarm en zijne uitstulpingen, de inwendige kieuwzakjes vast. Zooals de literatuur die aangeeft (K e i b e l M a l l 1911) is de voordarm aanvankelijk een op dwarse doorsnede ongeveer ronde buis, die zich op een later tijdstip in dorsoventrale richting afplat en wel met dien verstande, dat zijn breedte naar de plaats van de toekomstige mondopening toe aldoor toeneemt. Dit laatste brengt met zich mede, dat de eerste inwendige kieuwzakjes op een veel grootere onderlinge afstand komen te liggen dan bij de tweede kieuwzakjes het geval is. Gevolg hiervan is, dat bij de groei van het embryo de afstand tusschen hen en het mediaanvlak van oraal naar aboraal afneemt, wat dus zeggen wil, dat hij bij het eerste paar inwendige kieuwzakjes het grootste is.

Dit feit laat zich verduidelijken met de wetenschap, dat het eerste inwendige kieuwzakje tot de bij het volwassen individu aanwezige tuba Eustachii en trommelholte uitgroeit. Slechts de korte uitwendige gehoorgang (rest van het eerste uitwendige kieuwzakje) scheidt hem via het trommelvlies (afkomstig van het membraan, dat oorspronkelijk het eerste inwendige en het eerste uitwendige kieuwzakje van elkaar scheidde) van het lichaamsoppervlak.

Ongeveer parallel met de kromming van het embryo verloopt de kromming van de kieuwdarm en zijn uitstul-

pingen, wat dus inhoudt dat de concaviteit van zijn kromming naar ventraal gericht is.

De vorm van de naar lateraal en vóór gerichte inwendige kieuwzakjes wordt aangegeven als een platte uitstulping, die ongeveer loodrecht staat op de lengterichting van de kieuwdarm.

K a s t s c h e n k o (1887) onderscheidde bij varkensembryonen vier paar kieuwbogen, drie paar inwendige (epitheliale) en drie paar uitwendige (epidermoidale) kieuwzakjes. Iedere kieuwboog bevatte een arterieel vat en bij ieder van hen behoorde een zenuw.

De N. mandibularis (derde tak van de N. trigeminus) bij de mandibulairboog, de N. facialis bij de hyoidboog, de N. glossopharyngeus bij de derde kieuwboog en tenslotte een vagustak (de latere N. laryngeus superior) bij de vierde kieuwboog.

Over het bestaan van een vijfde paar kieuwbogen, met als kieuwzenuw eveneens de N. vagus en een vierde paar inwendige en uitwendige kieuwzakjes liet hij zich niet met volle zekerheid uit.

Ofschoon reeds H i s in 1889 voor menschelijke embryonen zes paar kieuwbogen en vijf paar kieuwzakjes aannam, hielden alle onderzoekers uit die dagen zich bij een aantal van vier paar kieuwbogen en vier paar inwendige en uitwendige kieuwzakjes.

Toch viel het velen op, dat de vorm van het vierde paar inwendige kieuwzakjes verschillend was van die der overige. Met deze waarneming werd de kiem gelegd voor de opvatting, pas later door anderen bewezen, dat het aantal van vijf paar kieuwbogen in vele gevallen het juiste was. Deze laatste restrictie mòet gemaakt worden, omdat dit niet bij embryonen van alle dieren onderzocht werd.

Wat was dan wel die andere vorm van het vierde paar inwendige kieuwzakjes?

R e m a k (1855) had er reeds op gewezen, dat bij kippen-

embryonen dit vierde paar inwendige kieuwzakjes holle uitstulpingen bezat, waaruit volgens hem later accessorische schildkliertjes zouden ontstaan (zie hoofdstuk II § 1).

Stieda (1881), de Meuron (1886), Prenant (1894), vonden ze bij schapenembryonen, Born (1883) bij varkensembryonen, Verdun (1897) bij menschelijke embryonen en Simon (1896) bij een groote reeks van dieren, o.a. het schaap, Maurer (1899) bij die van de mierenegel, enz.

Wat al deze onderzoekers meenden omtrent de beteekenis van deze uitstulpingen, zal later blijken. Allen waren zij het er over eens, dat het holle ventraalwaarts gerichte divertikels waren van het vierde paar inwendige kieuwzakjes.

De uitvoerigste beschrijving danken wij aan Prenant (1894), die schapenembryonen onderzocht. Zij moge hier woordelijk een plaats vinden, vooral wegens de soort embryonen, die hij onderzocht.

„Chez un embryon de 10 mm. la quatrième poche branchiale se comporte de la façon suivante. Elle arrive dans le pharynx au niveau de l'endroit où celui ci se prolonge de chaque côté de la fente laryngée par les deux gouttières, dites fundus branchialis; c'est ce fundus branchialis même qui lui sert de pédicule.

La portion de cette poche, qui prolongée irait rejoindre la dépression correspondant à la quatrième poche épidermique fait avec le reste de la poche un angle presque aigu, de sorte que l'ensemble de la quatrième cavité branchiale entodermique est réprésentée par deux conduits branchés l'un sur l'autre de manière en laisser entre eux une masse triangulaire de tissu. Si maintenant on suit la série des coupes, on voit que cette masse de tissu disparait de plus en plus complètement, laissant à sa place une cavité spacieuse en laquelle confluent les deux branches dont il vient d'être question. Cette cavité que nous appelons désormais avec sa paroi „ébauche thyroidienne latérale", présente sur ses

coupes deux prolongements dorsaux; l'un interne, dont la lumière très étroite communique avec la cavité du pharynx; l'autre externe, qui n'est que l'extrémité externe de la quatrième poche. Plus bas, les coupes ne montrent plus rien de la communication de l'ébauche thyroidienne latérale avec le pharynx. Cette ébauche se montre alors comme une cavité piriforme, à grosse extrémité ventrale et interne tournée vers la fente laryngée, et dont la petite extrémité ou queue forme un prolongement dirigé en dehors et du coté dorsal".

Iets verder „L'extrémité externe et ventrale de la dilatation piriforme, qui réprésente l'ébauche thyroidienne latérale.....".

Merkwaardig is dat P r e n a n t voor het derde paar inwendige kieuwzakjes óók zulk een divertikel beschreef, waardoor hij geneigd was aan te nemen, dat het derde paar inwendige kieuwzakjes op één lijn te stellen was met het vierde.

Duidelijk bevestigd werd deze opvatting nimmer!

Op twee punten uit P r e n a n t's publicatie moge alvast even de nadruk gelegd worden:

1. Ieder vierde inwendig kieuwzakje bezit een hol ventraalwaarts gericht divertikel.
2. Het begrenst daarmede een driehoekig stukje weefsel (masse triangulaire). Een nadere beschrijving van dit laatste geeft P r e n a n t niet!

Gezien het feit, dat dit divertikel niet alleen algemeen bij de zoogdieren aangetroffen werd, doch óók bij de vogels (R e m a k (1855) bij kippenembryonen, F i s c h e l i s (1885) bij die van duiven), bij de reptiliën (v a n B e m m e l e n (1886) bij krokodillenembryonen) meende d e M e u r o n reeds in 1886 de hypothese te moeten opstellen, „dat dit divertikeltje, dat zich ten koste van het vierde kieuwzakje of van het gebied onmiddellijk daarachter vormde, beant-

woordde aan het laatste kieuwzakje, dat zich had moeten vormen".

Eveneens op grond van onderzoek van schapenembryonen sluit Groschuff zich daar in 1896 bij aan als hij zegt: „Sie (bedoelde divertikels) haben wahrscheinlich erst infolge der Ausbildung der Lungen zu diesen Taschen räumliche Beziehungen gewonnen", waarmede hij zeggen wilde, dat zij geen producten ván, maar versmeltingen van caudaal gelegen orgaantjes mét de vierde inwendige kieuwzakjes waren.

De Meuron en Groschuff wezen er dus toen reeds op, dat deze divertikels wel eens iets meer konden beteekenen dan louter uit de vierde kieuwzakjes ontstane divertikels.

Hoewel His (1889) en Hammar (1904) voor de menschelijke embryonen dan ook al vijf paar inwendige kieuwzakjes aannamen, vinden wij pas bij F. T. Lewis (1906) eenig argument.

Wij zien daarbij af van de waarneming van Tourneux en Soulié, die in 1907 voor menschelijke embryonen zes paar inwendige kieuwzakjes verdedigden. Als waarneming bleef zij vrijwel alleen staan, steun kreeg zij later alleen van Tandler (1909), die eveneens menschelijke embryonen onderzocht.

Lewis dan vond bij konijnen- en varkensembryonen een klein vat in het weefsel, begrensd door het vierde inwendige kieuwzakje en zijn divertikel. Op grond daarvan hield hij dit aldus begrensde stukje weefsel, dat Prenant als „masse triangulaire" beschreven had, voor de vijfde kieuwboog en het divertikel, waardoor het caudaal begrensd werd voor het vijfde inwendige kieuwzakje.

Schaffer en Rabl (1909) sloten zich voor wat de embryonen van crossopus betrof, daarbij volkomen aan! Ten overvloede wezen zij er op, dat vroegere onderzoekers misleid waren door het feit, dat het vierde inwendige kieuw-

zakje en zijn „divertikel" via een gemeenschappelijke steel aan de kieuwdarm verbonden waren.

Had men tot dan toe het aantal van vijf paar inwendige kieuwzakjes gegrond op de aanwezigheid van een vijfde kieuwarterie, C. E l z e (1907) eischte en vond daarvoor ook bij menschelijke embryonen de aanwezigheid van een zenuw: de ramus posttrematicus van de N. vagus.

J. T a n d l e r viel in 1909 in alle opzichten E l z e bij. Ook hij wees er op, dat het vierde en vijfde kieuwzakje via een gemeenschappelijke steel aan de kieuwdarm hingen. Beide kieuwzakjes vat hij samen onder de naam „caudale complex". De steel noemde hij ductus pharyngobranchialis. G r o s s e r (1910) meende tenslotte, dat het materiaal afkomstig van dit kleine rudimentaire vijfde kieuwboogje later zou bijdragen tot de vorming van het schildkraakbeen.

Thans kan men constateeren, dat het aantal van vijf paar kieuwbogen en vijf paar inwendige kieuwzakjes niet algemeen geaccepteerd is.

Noemen wij van hen, die dit ontkenden b.v. F o x (1908), M a y r (1912), K i n g s b u r y (1915), die bij menschelijke embryonen van „complex IV" sprak, R o g e r s (1927), die bij rattenembryonen aan het derde inwendige kieuwzakje een divertikel aantrof, dat hij voor het vierde inwendige kieuwzakje hield, P i e r s o l (1930).

Daarentegen hielden de volgende onderzoekers een aantal van vijf paar inwendige kieuwzakjes staande: G r o s s e r (1910), G e t z o w a (1911), R a b l (1911), F r. M e r c k e l (1913), P r e n t i s s (1915), C u n n i n g h a m (1915), B o n n e t (1920), v a n d e n B r o e k (1921), B o e k e (1925), A r e y (1930).

Het zou wel verwonderlijk geweest zijn, als dit „divertikel" of volgens anderen „vijfde inwendige kieuwzakje" niet de „eer" te beurt gevallen was van onder diverse namen beschreven te worden.

Eensdeels laten zij ons in het onzekere, m.a.w. de naam

vat samen het vierde inwendige kieuwzakje èn zijn divertikel! Het is alsof deze onderzoekers geen keus durven doen; noemen wij:

T a n d l e r (1909): „caudale complex".

M a y r (1912): „tholus".

K i n g s b u r y (1915): „complex IV".

Een groep andere namen omschreef meer de bedoeling der auteurs:

1. Laterale schildklieraanleg. B o r n (1883).
2. Ultimobranchiale lichaampjes. G r e i l (1905).
3. Postbranchiale lichaampjes. M a u r e r (1906).
4. Telobranchiale lichaampjes. R a b l (1909).

Zegt ons de eerste naam duidelijk de bestemming, die de auteur er aan meent te moeten toekennen, de onder de nos.2, 3 en 4 gebruikte namen trachten ons iets te zeggen omtrent hun genese.

Immers zij, die deze raadselachtige divertikeltjes ultimobranchiale- resp. telobranchiale lichaampjes noemen, achten hen van branchiale origine te zijn (zij het dan ook van het „achterste deel" hiervan). Daarentegen laat M a u r e r's naam postbranchiale lichaampje geen twijfel of zij zijn, althans volgens zijn meening, van postbranchiale origine.

De vraag doet zich nu onmiddelijk voor, of men bij alle gewervelde dieren vormsels aantreft, die met de zoo juist besprokene van de zoogdieren vergeleken kunnen worden.

Bij de haaien met zes paar kieuwspleten vond v a n B e m m e l e n achter de laatste kieuwspleten parige uitstulpingen van de ventrale kieuwdarmwand. Vanwege hun ligging tegen het pericard aan noemde hij ze supra-pericardiale lichaampjes. Soms kwamen zij evenwel éénzijdig voor. Er ontstonden na hun afsnoering van de darmwand kliertjes uit, wier bouw aan die van de mediane schildklier deed denken. V a n B e m m e l e n (1885) hield hen voor het

zevende, rudimentaire, kieuwspletenpaar, want bij de haaien met zeven paar echte kieuwspleten ontbraken zij!

Maurer (1888) vond ze bij de amphibieën: het waren parige of enkelzijdige uitstulpingen van de kieuwdarmwand achter de laatste kieuwspleten. Het aantal van deze laatste speelde géén rol. Hij noemde ze daarom postbranchiale lichaampjes. Bij de anuren waren zij parig, bij de urodelen meestal alleen links aanwezig.

Hetzelfde gold voor de reptiliën, waar van Bemmelen (1886—'87), De Meuron (1886) en Maurer (1899) ze aantoonden. Dus óók weer achter de laatste kieuwspleten, onafhankelijk van hun aantal.

De Meuron vond ze bij de vogels en verklaarde ze homoloog met de supra-pericardiale lichaampjes door van Bemmelen bij de haaien gevonden.

Verdun (1897) beschreef ze als divertikels van het vierde (laatste) paar inwendige kieuwzakjes.

Later zal in Hoofdstuk II § 1 op het verschillend gedrag van deze orgaantjes bij de diverse vertegenwoordigers van de gewervelde dieren worden teruggekomen.

Evenmin als vroegere onderzoekers, zal men zich thans met zekerheid durven wagen aan een appreciatie van al deze vormsels in phylogenetische zin.

Resumeerend zien wij dus, dat het aantal kieuwzakjes en kieuwbogen bij de zoogdieren verschillend beoordeeld wordt.

Vraagstelling No. I.

Is er op grond van de argumenten van hen, die een vijfde paar inwendige kieuwzakjes (bij een totaal aantal van vijf paar kieuwbogen) aannemen, ook reden dit te doen bij schapenembryonen?

§ 2.

De ventrale wand van de kieuwdarm bij de zoogdieren.

In onze vorige § beschreven wij reeds de kieuwbogen als parige prominenties. De vraag doet zich nu voor, of men in de darmholte de prominenties van de overeenkomstige linker en rechter kieuwbogen in elkaar ziet overgaan, of om de vraag eenvoudig te stellen, ziet men in het mediane gebied van de bodem van de kieuwdarm óók het voor de kieuwbogen zoo kenmerkende aspect?

Een korte beantwoording van deze vraag is in verband met de in Hoofdstuk II § 1 te bespreken literatuur betreffende de mediane schildklieraanleg van groot belang.

G r o s s e r (1911) noemde het mediane bodemgebied van de kieuwdarm áchter het verlengde van de linker en rechter eerste kieuwboog, area mesobranchialis (ook wel area interbranchialis genoemd). Hij beschreef het als een vrijwel vlak gebied, waar van uit naar lateraal de prominenties van de kieuwbogen zich aldoor duidelijker gingen afteekenen.

In het orale deel van deze area mesobranchialis ontwikkelde zich een mediaan gelegen tuberculum, op welks top een kleine inzinking van het epitheel de plaats aangaf, waar de mediane schildklieraanleg zijn oorsprong nam. B o n n e t (1920) noemde het tuberculum thyreoideum in tegenstelling met het meerendeel der onderzoekers, die van tuberculum impar spraken.

B o n n e t bestreed in de volgende bewoordingen de opvatting van die onderzoekers, die aan het tuberculum impar het vermogen toekenden, bij te dragen tot de vorming van het voorste deel van de tong: „Vor dem Erscheinen der Zungenhöcker findet sich vorübergehend das bisher irrigerweise mit der Bildung des vorderen Zungenabschnittes in Zusammenhang gebrachte „Tuberculum Impar". Es hat aber nichts mit der Zungenbildung zu tun, sondern wird

lediglich durch die Schilddrüsenanlage bedingt und musz demgemäsz als Tuberculum thyreoideum von dem Tuberculum Linguale (d.i. de versmolten, eertijds parig aangelegde „Zungenhöcker") unterschieden werden".

Eenparig was men het er over eens, dat de uit linker en rechter mandibulairboog ontstane knobbels (Zungenhöcker), al of niet in samenwerking met het tuberculum impar s. thyreoideum, het voorste deel van de tong gingen vormen.

Op een later tijdstip in de embryonale ontwikkeling bleek de mediane schildklieraanleg aboraal, dus achter dit omstreden tuberculum te liggen, m.a.w. hij was er naar achter als het ware afgegleden. Daar ter plaatse had zich evenwel inmiddels de copula gevormd. De meeste onderzoekers verstonden hieronder het versmeltingsgebied van de linker en rechter hyoidboog, waaruit zich later het achterste deel van de tong ging ontwikkelen. Laten wij hier verder buiten beschouwing de vraag of men onder de copula ook het versmeltingsgebied moet verstaan van linker en rechter derde kieuwboog of zelfs van deze alléén (B o n n e t 1920). Voor ons is het alleen van belang vast te stellen, dat de mediane schildklieraanleg oraal begrensd is door het tuberculum impar s. thyreoideum en aboraal door de copula. Zijn ligging brengt hem dus in zekere zin in het bereik van het tweede kieuwbogenpaar.

Op het tijdstip van haar aanleg ligt de schildklier dus juist op de grens van het voorste en achterste deel van de tong. Op dezelfde plaats vinden wij later het foramen coecum terug.

§ 3.

Vormveranderingen van kieuwbogen en uitwendige kieuwzakjes aan het lichaamsoppervlak bij de zoogdieren.

Wij wezen er reeds op in onze inleiding, dat het kieuwspletengebied zich aan het darmoppervlak duidelijker manifesteerde dan aan het lichaamsoppervlak. Dit feit zien wij aan het lichaamsoppervlak gedemonstreerd door de kleine derde en vierde kieuwboog, vooral wanneer men hen vergelijkt met de veel grootere mandibulair- en hyoidboog. Meer dan deze vier kieuwbogen ziet men niet uitwendig. Mandibulair- en hyoidboog promineeren in zulk een mate, dat de derde en vierde kieuwboog daar letterlijk bij in het niet verzinken. Liggen deze laatste aanvankelijk in een ongeveer driehoekig wat ingezonken veld caudaal van de hyoidboog, op een later stadium worden zij aan ons oog onttrokken, doordat de zich sterk vergrootende caudale rand van de hyoidboog er zich overheen gaat leggen. Deze rand noemt men het operculum en men vergelijkt het met het kieuwdeksel zooals men dit bij vele visschen aantreft, waar het de kieuwen bedekt.

His (1886) en Rabl (1886) waren de ontdekkers van dit proces bij de zoogdieren. Het driehoekige veld, dat door het operculum overdekt wordt, noemde His „sinus praecervicalis" (d.w.z. in het ventrale halsoppervlak gelegen), Rabl „sinus cervicalis".

Het is dit proces, dat in verband met de in Hoofdstuk II § 3 te bespreken thymusaanleg, even onze aandacht vraagt, omdat op enkele punten verschil van meening blijkt te bestaan.

Hoewel dit proces niet bij alle zoogdieren even intensief is, volgens Hammar (1903—'04) b.v. bij menschelijke embryonen veel minder duidelijk, zag men toch immer, dat het operculum deze sinus (prae) cervicalis afsloot.

Als laatste communicatieopening, die zich evenwel later ook sloot, tusschen de sinus (prae) cervicalis en de buitenwereld onderscheidde men dan nog de ductus praecervicalis. De plaats, waar tenslotte dit afsluitingsproces volkomen werd, noemde men sulcus praecervicalis (H a m m a r) of Halsfurche (R a b l).

Nu moet er evenwel op gewezen worden, dat er onder het operculum, dus tusschen deze en de bodem van de sinus (prae) cervicalis, een ruimte overbleef. (De bodem van de sinus bestond uit achtereenvolgens van oraal naar aboraal gerekend: 2de uitw. kieuwzakje, 3de kieuwboog, 3de uitw. kieuwzakje, 4de kieuwboog, 4de uitw. kieuwzakje). Deze ruimte noemde men vesicula (prae) cervicalis.

Het is de vorm en plaats van ontstaan waarover de opinies uiteenloopen.

1. H a m m a r — Z u c k e r k a n d l (1903) beschreven het als een blaasje zonder meer, dat zich legde tegen het het ectoderm bijna bereikende derde inwendige kieuwzakje. Z u c k e r k a n d l noemde het sinusblaasje.

2. R a b l — K a s t s c h e n k o — C u n n i n g h a m (1915) (zie schema aan het eind van deze paragraaf) gaven een nauwkeurige beschrijving van de vorm van dit blaasje. Het bezat volgens hen divertikels, die in vorm en aantal beantwoordden aan de door het bedekkende operculum aan het oog onttrokken uitwendige kieuwzakjes (2de, 3de, 4de). In het verlengde van deze waren dan de overeenkomstige inwendige kieuwzakjes gelegen. De divertikeltjes noemde R a b l ductus branchialis.

   K a s t s c h e n k o noemde een deel van deze ruimte en wel het blaasje, dat zich afsnoerde van het vierde uitwendige kieuwzakje vesicula thymica, omdat het zou bijdragen tot de vorming van het caput van de glandula thymus.

3. Een derde meening werd door P i e r s o l (1888 bij konijnenembryonen), B o r n en F i s c h e l i s vertolkt, die het voor een afsnoering van het derde uitwendige kieuwzakje hielden.

4. Tenslotte is voor ons van belang de meening van P r e n a n t, die omtrent dit blaasje bij schapenembryonen het volgende opmerkte: het is „un diverticule de cette poche (derde inwendige kieuwzakje); celui ci, qui est sans doute identique à la vésicule thymique de K a s t s c h e n k o, s'enfonce dans le ganglion du vagus" (P r e n a n t 1894).

Welke origine en vorm de diverse onderzoekers ook aannamen, over dit nauwe contact met een vagusganglion waren zij het allen eens!

Dit contact met het vagusganglion deed de vraag rijzen of dit blaasje soms iets te maken had met de door F r o r i e p (1891) bij lagere dieren beschreven placoden. Dit waren volgens deze onderzoeker eveneens epitheliale afsnoeringen van de uitwendige kieuwzakjes, die óók in contact kwamen met ganglionen van kopzenuwen (o.a. de N. vagus) en een werkzaam aandeel in de vorming daarvan hadden. Afgezien nog van het feit, dat het tijdstip van ontstaan van deze vesiculae cervicales een ander was dan dat van de placoden, die bovendien slechts zeer kort bestaan, volstaan wij met de meening weer te geven van H o w a r d B. A d e l m a n n (1925), die deze kwestie aanroerde naar aanleiding van een onderzoek van rattenembryonen. „The ganglion nodosum makes contact with the ectoderm on the dorsal edge of the cervical sinus and the cervical vesicle remains in contact with its lower pole for some time.

Since no placodal contributions could be made out, the conclusion is reached that the ganglia of the V, VII, VIII, IX and X nerves are entirely of neural crest origin!"

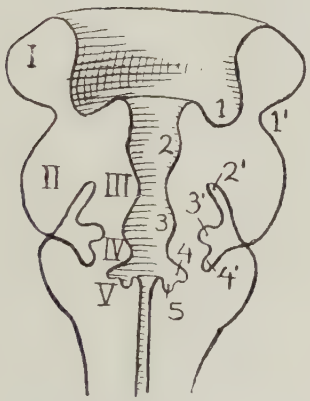
Daar deze vraag buiten de door ons te stellen problemen valt, moge met deze auteur volstaan worden.

Resumeerend kunnen wij zeggen, dat er omtrent de vorm van de vesicula (prae) cervicalis geen overeenstemming bestaat, doch dat ook zijn plaats van ontstaan niet vast staat.

Vraagstelling No. II.

Op welk tijdstip gedurende het overgroeiingsproces van de sinus (prae) cervicalis door het operculum van de hyoidboog snoert de vesicula (prae) cervicalis zich af en waarvan snoert dit blaasje zich af bij schapenembryonen?

Omtrent verder lot en beteekenis zie men Hoofdstuk II § 3.



Schema van Cunningham betreffende de vesicula (prae) cervicalis en sinus P.

I —II enz.: kieuwbogen.
1 —2 enz.: inw. kieuwzakjes.
1′—2′ enz.: uitw. kieuwzakjes.

§ 4.

Zijn gesloten kieuwspleten regel bij de zoogdieren?

In onze inleiding wezen wij er reeds op, dat één van de kenmerken, die het kieuwspletengebied bij de zoogdieren van dat bij de haaien onderscheidde, het bezit van gesloten kieuwspleten was.

Hoewel artefacten als gevolg van de onvoldoende micro-

scopische techniek sommige onderzoekers noopten tot de aanname van open kieuwspleten (His 1861, Froriep), werd men er het later over eens, dat een dun membraan hen afsloot.

Wanneer men evenwel fistels, cysten of zelfs tumoren als gevolg van afwijkingen in het groeiproces van het kieuwspletengebied buiten beschouwing wil laten, blijft er de merkwaardige observatie van C. K. Hoffmann (1884), E. Liesner (1889), die voor schapenembryonen wezen op een veelvuldig afwezig zijn van zulk een afsluitend membraan, vooral van de tweede kieuwspleet. Zoo ook E. L. Anderson (1922) bij kalfsembryonen. Ware het niet, dat ook wij analoge waarnemingen deden, de boven deze paragraaf gestelde vraag was achterwege gebleven.

Daarbij komt, dat Bonnet (1920) kleine vormsels, die hij bij volwassen geiten, varkens en schapen in het halsgebied aantrof en die hij „Glöckchen" of „Berlocker" noemde, in verband bracht met de mogelijke persistentie van kieuwspleten!

Ook R. Fröhner en R. Disselhorst (1906) beschreven onder de naam appendices colli (Holl. naam klokjes) kleine aanhangseltjes van de halshuid, die zij van een open 2de kieuwspleet afleidden. Zie ook Ellenberger en Baum (1915), Wallenberg (1910).

Daarentegen was A. Heer (1922) van meening, dat deze appendices colli, althans bij geiten, geen derivaat waren van het kieuwbogenapparaat, hoewel hun innervatie, N. glossopharyngeus, erop wees, dat zij stamden uit het gebied van de voormalige derde kieuwboog.

Vraagstelling No. III.

Zijn gesloten kieuwspleten regel bij schapenembryonen?

HOOFDSTUK II.

KIEUWSPLETENDERIVATEN.

Inleiding.

Wij wezen reeds op het feit, dat uit het kortstondig, gedurende de embryonale ontwikkeling van de zoogdieren bestaande kieuwspletengebied twee groepen van structuren ontstonden en wel een groep uit het kieuwboogmateriaal en een groep uit de wand van de kieuwspleten.

Bepalen wij ons hier tot de laatste groep.

Reeds lang is het bekend, dat uit de wand van de inwendige kieuwzakjes verschillende klieren ontstaan, n.l.

de glandula thymus,

de glandulae parathyreoideae,

de z.g. ultimobranchiale lichaampjes.

Met opzet noemen wij niet hierbij de schildklier. Immers deze is, wat haar mediane aanleg betreft, al zeker geen derivaat van de wand van de inwendige kieuwzakjes; trouwens zij ontstaat ongeveer gelijktijdig met het eerste paar inwendige kieuwzakjes. M a u r e r (1906) achtte haar dan ook in phylogenetische zin óuder dan het kieuwspletengebied zelf.

Volgens een aantal onderzoekers hebben de boven genoemde ultimobranchiale lichaampjes een min of meer belangrijk aandeel in de opbouw van de definitieve schildklier tezamen met de mediane aanleg. Gesteld dat dit waar is, dan is dus de schildklier nog maar ten deele een product van de wand van de kieuwzakjes; d.i. gedeeltelijk kieuwspleetderivaat.

Daarentegen meenen vele andere onderzoekers, dat de ultimobranchiale lichaampjes geen aandeel hebben in de opbouw van de schildklier.

Op deze plaats moge alvast gewezen worden op het feit, dat deze potentie van de wand van de inwendige kieuwzakjes bij de zoogdieren om klieren te vormen ook aanwezig is bij dié dieren, die kunnen bogen op het bezit van echte open kieuwspleten met of zonder kieuwen.

De vraag omtrent de homologie van deze klieren bij de zoogdieren met die van b.v. de haaien, doet aan het zoo juist genoemde feit niets af.

---

§ 1.

Schildklier.

In paragraaf 2 van het vorige Hoofdstuk stelden wij aan de hand van de literatuur de plaats vast, waar de mediane schildklieraanleg zich vormde als een inzinking van de bodem van de kieuwdarm.

Hoewel aanvankelijk Rathke (1828) bij varkensembryonen en Arnold (1831) bij menschelijke- en kalfsembryonen de opvatting verdedigden, dat de schildklier uit de luchtpijp ontstond, wees Huschke er reeds in 1827 op, dat althans bij kippenembryonen de schildklier zich ontwikkelde uit de slijmsubstantie van de eerste kieuwboog.

Remak (1855), de gegevens van Huschke aanvullend, stelde bij kippenembryonen, die 70 uur bebroed waren, vast, dat in de mediaanlijn op de grens van de verlengden van het eerste en tweede kieuwbogenpaar het epitheel van de bodem van de kieuwdarm zich instulpte in het daaronder gelegen mesenchym. Dit „putje" werd tot een blaasje, dat zich afsnoerde en dat zich met de truncus arteriosus (waar het tegen aan lag) mede caudaalwaarts ging verplaatsen. Het inmiddels grooter geworden solide knobbeltje breidde

zich vooral naar lateraal uit, waardoor het orgaan een haltervorm verkreeg.

Götte (1867) bij kippenembryonen, W. Müller (1871), Seessel (1877), en wederom Götte bij bombinator (1875) bevestigden de resultaten van Remak.

Waren tot dan toe zoogdierenembryonen slechts sporadisch beschreven, Koelliker (1879) ging de ontwikkeling van de schildklier aan een groote reeks van embryonen van diverse zoogdieren na, waarbij hij vooral die van het konijn uitvoerig beschreef. Ook hij kwam tot dezelfde conclusies als Remak.

Omtrent de juiste vorm van dit epitheelputje loopen, blijkens de daarover handelende gegevens uit de literatuur, de meeningen zeer uiteen. Bijvoorbeeld over de vraag of deze epitheelinstulping solide was of dat zij een lumen bezat. Ja, men krijgt de indruk, dat bij embryonen van eenzelfde dier er een groote variabiliteit bestaat in de vorm van de mediane schildklieraanleg tijdens of direct na haar afsnoering

Zoo vond b.v. M. Jacoby (1894) bij varkensembryonen twee epitheelinstulpingen naast elkaar, zoodat hij geneigd was een dubbele mediane aanleg aan te nemen, hoewel beide epitheelknobbeltjes later weer versmolten. Eenzelfde variabiliteit schijnt er te bestaan, wat de vorm en persistentie van de steel (ductus resp. tractus thyreoglossus) betreft, die de plaats van aanleg, het latere foramen coecum (His 1886), met de mediane schildklieraanleg verbindt. G. L. Weller (1933) beschreef voor menschelijke embryonen verschillende vormen van de mediane aanleg.

Men raadplege voor een en ander het daaromtrent door E. H. Norris (1918) opgestelde schema.

De reeds vermelde haltervorm, die men volgens Keibel en Elze (1908) tijdens of onmiddellijk na de afsnoering van het kieuwdarmepitheel kan waarnemen, verandert op een wat later stadium in een meer schijf- of plaatachtige.

Van deze slechts ongeveer twee celrijen dikke schijf ontwikkelen zich vooral de beide laterale deelen, waardoor zij reeds sterk gaat gelijken op de voor de volwassen schildklier zoo kenmerkende vorm, n.l. een middenstuk met aan weerszijden een kwab.

Histologisch zag men bij de verdere groei de cellen van de mediane aanleg zich rangschikken in celstrengen, die onderling een netwerk vormden. Deze celstrengen vielen later uiteen in ronde of meer langgerekte celhoopjes in wier centrum zich tenslotte colloide substantie ging afzetten.

Van belang is nu alvast het feit vast te leggen, dat de mediane aanleg, gezien haar sterk ontwikkelde laterale deelen, zeker deel heeft aan de opbouw van de zijkwabben van de schildklier. Of bij de vorming van deze ook nog andere aanlegcentra een rol spelen, zal later besproken worden.

Wij wezen er reeds op, dat de mediane schildklieraanleg zéér vroeg in de embryonale ontwikkeling van de zoogdieren optreedt. P a y n e (1923) zag haar b.v. reeds bij een menschelijke embryo van 1.73 mm. (7 oerwervels). Volgens G r o s s e r (zie K e i b e l en M a l l) ontwikkelt zij zich dan ook op hetzelfde oogenblik (of misschien even later), dat het eerste paar kieuwzakjes gevormd wordt. M a u r e r (1906) meende dan ook te moeten aannemen, dat de mediane schildklieraanleg in phylogenetische zin ouder was dan het kieuwspletengebied zelf.

In de geheele reeks der gewervelde dieren vinden wij mediaan in de verbindingslijn van rechter en linker eerste kieuwzakje de aanleg van de schildklier, haar ligging t.o.v. de kieuwzakjes i. c. kieuwspleten is dus constant. Bij alle klassen snoert deze aanleg zich af, behalve bij de Amphioxus en de Ammocoetes, waar zij in de vorm van een buisvormige uitstulping met de darmholte in open samenhang blijft. Later verplaatst zij zich met de truncus arteriosus mede naar caudaal, b.v. volgens M a u r e r bij Echidna zeer ver.

Constant ziet men haar bij de hoogere dieren, vooral de zoogdieren, zich ontwikkelen tot twee kwabben, die al of niet via een z.g. isthmus samenhangen.

Andere aanlegcentra?

Men kan gerust zeggen, dat er van de eerste publicatie over de ontwikkeling van de schildklier af, strijd geweest is omtrent het aantal aanlegcentra. Slechts enkele onderzoekers ontkenden een mediaan aanlegcentrum; voor de meesten ging het evenwel om de vraag of er tezamen met het mediane nog andere aanlegcentra een rol speelden. Deze andere waren volgens aller meening parig, doch verder ging de eenstemmigheid niet.

De oudste publicatie is wel die van Fr. Meckel (1802 en 1806), die meende, dat de parig aangelegde schildklier, zoowel gedurende het embryonale leven als daarna, een taak te vervullen had bij de ademhaling. Ook Tidemann, Lucae (1812), Valentin (± 1815) en Fleischmann (1820) wezen op de parige aanleg van de schildklier.

Vele jaren later kan men nog een drietal onderzoekers aantreffen, die een uitsluitend parige aanleg aannemen. Zoo ontbrak zelfs volgens His (1868) bij menschelijke embryonen ieder genetisch verband met de inw. kieuwzakjes, want de schildklier zag hij ontstaan beiderzijds uit de sulcus arcuatus. Wölfler (1880) liet haar eveneens bij menschelijke embryonen ontstaan uit het eerste paar inwendige kieuwzakjes en Stieda (1881) bij schapenembryonen uit het derde of vierde paar inw. kieuwzakjes.

Alle bovengenoemde onderzoekers ontkenden dus een mediane aanleg.

Inmiddels hadden de werken van Huschke, Remak en Koelliker alle andere onderzoekers overtuigd van het bestaan van een mediaan aanlegcentrum. Toch waren

reeds Remak (1855) en Koelliker (1879) gesteund door Götte (1867), W. Müller (1871) en Seessel (1877), genoodzaakt geweest te wijzen op het feit, dat uit het vierde paar inwendige kieuwzakjes epitheelblaasjes ontstonden, die later tot accessorische schildkliertjes werden, dus tot plekjes schildklierweefsel buiten de schildklier zelf. Van versmelting met de mediane aanleg was geen sprake.

Daar kwam Born (1883) tegen op, die juist wel versmelting zag. De divertikels n.l. van het vierde paar inwendige kieuwzakjes versmolten bij een varkensembryo van 20 mm. met de mediane aanleg. Deze ventraal gerichte buisvormige divertikels, die Born „laterale- of achterste schildklieren" noemde, zag hij aan hun blinde einde prolifereeren „comme pour la formation d'acinis" (Prenant).

Hingen deze divertikels bij het embryo van 20 mm. nog met de kieuwdarm samen, bij het embryo van 21 mm. hadden zij zich reeds volledig afgesnoerd. De afsnoering maakte dus de divertikeltjes tot kleine cysten, waarvan de wand prolifereerde. Bij dat van 27 mm. omgaf de mediane aanleg de laterale volkomen.

Tot goed begrip van deze versmelting zij er aan herinnerd, dat de mediane aanleg op dit tijdstip de vorm van een schijf gekregen had, waarvan het middendeel sterk in groei was achtergebleven, terwijl de laterale deelen daarentegen juist sterk in omvang waren toegenomen. De van het vierde paar inwendige kieuwzakjes afkomstige divertikels (laterale schildklieren van Born) legden zich nu links en rechts tegen het dorsale vlak van de groote zijdeelen van de mediane aanleg. (Ongeveer zooals een ronde kogel in een handpalm, wanneer de laatste de mediane, de eerste de laterale aanleg voorstelt. Precies zooals de hand, wanneer men haar volkomen sluit, de kogel omgeeft, zoo omgroeide de mediane aanleg aan weerszijden de laterale schildklieren).

Histologisch bestonden zoowel mediane als laterale

schildklieren uit een epitheeliaal netwerk, doch de grootere kleurbaarheid en de wijdere mazen onderscheidden de laterale aanlegcentra van het mediane.

Hoewel bij een embryo van 37 mm. deze verschillen verdwenen waren, meende Born toch te moeten aannemen, dat zoowel mediane als laterale aanlegcentra schildklierweefsel konden vormen.

Fischelis (1886) sloot zich eveneens op grond van onderzoek van varkensembryonen, bij Born aan, alleen zag hij de divertikels aan het derde paar inwendige kieuwzakjes zitten. In hetzelfde jaar bevestigde De Meuron Born's resultaten bij schapenembryonen. De ventrale, iets naar de mediaanlijn gekeerde platte divertikels van het vierde paar inwendige kieuwzakjes moest men werkelijk als laterale schildklieraanlegcentra opvatten. Ook Piersol beschreef voor konijnenembryonen eenzelfde proces.

Kastschenko (1887) meende daarentegen, dat het aandeel van de „laterale" schildklieren niet zoo groot was als Born het wel had doen willen voorkomen.

Prenant (1894) zelfs durfde in het geheel geen keus doen! Wel stelde hij vast, dat de na de afsnoering uit het divertikel ontstane cyste lang aanwezig bleef, zelfs bij schapenembryonen van 100 mm. vond hij in de kwabben van de schildklier nog zulk een cyste. (Ook Hermann en Verdun (1899) zagen bij menschelijke embryonen deze cyste, die zij vésicule postbranchiale noemden. Haar wand bestond uit een of meerdere rijen cubische of polygonale cellen; soms leek het alsof er kleine acini uit ontsproten; tevens vonden zij epitheliale celmassa's, waarvan hun de oorsprong niet bekend was).

Uitvoerig beschreef Prenant de bouw van de drie aanlegcentra bij een schapenembryo van 25 mm. Centraal in de massa van de toekomstige zijkwab, waarvan de peripherie door weefsel, afkomstig van de mediane aanleg, werd ingenomen, bemerkte hij een heldere plek, die uit een net-

werk van epitheelcellen bleek te bestaan. Midden in dit netwerk lag een cyste (rest van dit divertikel (?) van het vierde inw. kieuwzakje), die P r e n a n t „canal central" noemde. De wand hiervan was 2—3 celrijen dik en soms gingen er fijne spleetvormige divertikeltjes van uit.

In het lumen van dit canal central puilde een knop uit (bouton central), die dezelfde bouw vertoonde als het weefsel rondom de cyste. Duidelijk kon hij dit reticulaire weefsel rondom de cyste en van de bouton central onderscheiden van het weefsel, dat de peripherie van de schildklierzijkwab opbouwde. Dit laatste bestond n.l. uit donkere celhoopjes, het centrum hiervan was kernarm, de randzône daarentegen kernrijk. Dit weefsel was afkomstig van de mediane aanleg. Soms scheidde bindweefsel het centrale reticulaire weefsel af van het zoo juist beschrevene.

Ofschoon P r e n a n t er veel voor voelde het centraal in de zijkwab, rond het canal central gelegen weefsel met de netwerkstructuur en afkomstig van de „laterale schildklier", ook het vermogen toe te kennen, celconglomeraten te vormen zooals de mediane aanleg dit deed, durfde hij zich daarover toch niet met zekerheid uit te laten, omdat andere onderzoekers op feiten gewezen hadden, die daarmede volgens hem in tegenspraak waren.

Deze hadden n.l. gewezen op het veelvuldig vóorkomen van mitosen in het weefsel afkomstig van de mediane aanleg, terwijl deze juist ontbraken in dat, afkomstig van de laterale!

Ook het feit dat de vorm en grootte van de celhoopjes, die onmiddelijk aan het weefsel van de laterale aanleg grensden, niet verschilde van de meer perifeer gelegene, pleitte volgens hen tegen de aanname, dat het weefsel van de laterale aanleg ook dergelijke celhoopjes kon vormen.

Zelfs nog bij embryonen van 45—70 mm. vond P r e n a n t dit reticulaire weefsel, dat overigens ook nog door zijn grootere kleurbaarheid en wijdere mazen opviel.

Bij schapenembryonen van 300—400 mm. kon hij tenslotte in het geheel geen resten afkomstig van de „laterale schildklier" aantoonen. Zijn conclusie luidde tenslotte: „Il m'est impossible de trancher la question de savoir si le rudiment latéral bourgeonne pour donner des cordons où lobules qui se mêlent où s'anostomosent avec ceux de la thyroide médiane et se transformeront ultérieurement en vésicules thyroidiennes ou bien si les lobules de l'ébauche médiane ne font que se souder au tissu de la thyroide latérale. La thyroide latérale et ses vestiges occupent le hile vasculo-conjonctif de l'organe."

Jacoby (1896) kon de „laterale schildklier" alleen maar herkennen aan de steel, waarmede zij aanvankelijk nog met de kieuwdarm samenhing, doch daar deze gauw verdween, was hij verder niet in staat eenig onderscheid tusschen mediane en laterale aanlegcentra te maken.

Simon (1896) verdeelde bij caviaembryonen de ontwikkeling van de laterale schildklieraanleg in een „période d'activité" en een daarop aansluitende „période de survivance".

De eerst genoemde periode was gekenmerkt door de sterke proliferatie van de wand van het afgesnoerde divertikel. Er ontstonden n.l. dikke celbalken, die niet anostomoseerden met die afkomstig van de mediane aanleg. Zij waren zelf in staat schildklierfollikels te vormen: „Les cordons issus de la transformation de la thyroide latérale se juxtaposent probablement à ceux de la thyroide médiane sans toutefois se souder à eux. Plus tard, il s'y développe des vésicules sécrétantes et rien ne permet plus de les distinguer du reste de la thyroide".

De wijze waarop dan volgens Simon uit de laterale schildklier follikels ontstonden, beschreef hij a.v.: „Cette même ébauche (l'ébauche latérale) ne bourgeonne pas pour donner les lobules épithéliaux, qui dans la suite formeront les vésicules colloides, mais se laisse en quelque sorte passi-

vement diviser en ces lobules. Cette segmentation, qui, par un processus identique à celui subi par ultérieurement l'ébauche médiane se produit par l'immigration des capillaires sanguins, se limite aux assises centrals périphériques de la thyroide latérale: les assises centrals au contraire subsistent sous forme d'un épithélium tapissant le lumen central".

Als période de survivance beschreef hij de tijd, gedurende welke men nog resten van de laterale schildklieren kon aantoonen. Daartoe onderzocht hij evenals P r e n a n t schapenembryonen.

Had deze laatste slechts embryonen tot 100 mm. onderzocht, S i m o n nam deze grootte als uitgangspunt en beschreef ook nog oudere. Evenals P r e n a n t constateerde hij de aanwezigheid van een canal central benevens de in haar lumen uitpuilende bouton central. Bij embryonen van 116 mm. bestond de wand uit een laag cubische cellen en ginger er eenige holle buisjes van uit, die soms zelfs geheel los kwamen te liggen.

Nieuws bracht verder S i m o n niet, behalve het feit, dat zelfs nog bij embryonen van 265 mm. resten van de laterale schildklier in de vorm van een cyste konden worden aangetoond.

V e r d u n (1897) liet zich voor zoover het menschelijke embryonen betrof, in soortgelijke zin uit en in 1897 wees hij er tezamen met T o u r n e u x op, dat de kleinere donkerder en dichter op elkaar gelegen cellen van de laterale aanleg ook nog na de versmelting duidelijk de uitbreiding hiervan aangaven. Kortom het aspect was dat van een autonoom orgaan.

Hoewel alle onderzoekingen van de zoo juist gereleveerde auteurs inderdaad een belangrijk feitenmateriaal hadden opgeleverd, was men niet tot een definitieve oplossing gekomen omtrent de vraag of de „laterale schildklieren" van

Born (die wij in het vervolg maar met de naam van Greil zullen aangeven: ultimobranchiale lichaampjes) ook werkelijk schildklierweefsel vormden!

Positieve argumenten werden niet vermeld en zoo deed dan ook o.i. Prenant verstandig door zich van een oordeel in deze te onthouden. Verstandig inderdaad, want de strijdvraag bleef tot op de huidige dag bestaan.

Ook de vondsten van Maurer (1899), dat de ultimobranchiale lichaampjes (Maurer sprak van postbranchiale lichaampjes) bij buideldieren en tandarme dieren tot colloid produceerende orgaantjes werden, die zich niet vereenigden met de mediane schildklieraanleg en die van Hermann en Verdun, die bij een één jaar oude dromedaris zelfstandig gebleven ultimobranchiale lichaampjes meenden te ontdekken, brachten de oplossing niet.

Deze bestonden uit een vertakt kanaalsysteem, welks vertakkingen op acineuse kliertjes leken; voorts uit massieve spruiten en kleine blaasjes met een wand van cylinderepitheel.

Pas toen Maresch (1899) bij een meisje van 11 jaar, dat tengevolge van cachexia thyreopriva (cachexie pachydermique zooals hij het noemde) gestorven was en waarbij dus de mediane schildklier afwezig was, aan beide zijden van de hals, in samenhang met een glandula parathyreoidea, een cyste vond en in de onmiddelijke nabijheid daarvan colloid bevattende acini, meende hij op het goede spoor te zijn.

Ook Peucker (1899) vond bij thyreoaplasie dergelijke kleine cysten in samenhang met een glandula parathyreoidea, doch colloid kon hij niet aantoonen. Hiermee was Erdheim (1904) het volkomen eens. Doch dat daarom de ultimobranchiale lichaampjes normaliter geen echt schildklierweefsel konden vormen, stond voor hem in het geheel niet vast, want het was best mogelijk, dat bij thyreoaplasie (afwezigheid van de mediane aanleg) „auch die seitliche Schilddrüsenanlage aplastisch sei". Doch ook bij atrophi-

sche schildklieren van crétins en idioten schenen de ultimobranchiale lichaampjes langer van hun aanwezigheid blijk te kunnen geven, althans Getzowa (1908) vond in zulke atrophische schildklieren een cyste, die immers, gezien de onderzoekingen van Born, Prenant, Simon wel lang gedurende het embryonale leven kon blijven bestaan, doch als regel bij de geboorte verdwenen was.

Rondom deze cyste (canal central i.c. vésicule postbranchiale) bemerkte zij een specifiek weefsel, dat b.v. in het geheel niet leek op dat van schildklier, gl. parathyreoidea of thymus. Zij beschouwde dit als het specifieke parenchym van het ultimobranchiale lichaampje (Getzowa sprak van een postbranchiale lichaampje), dat nu a.h.w. door het atrophisch zijn van het omgevende weefsel, afkomstig van de mediane aanleg, kans had gezien te persisteeren. Zij sprak dan ook van een glandula postbranchialis. In 1911 vond zij zulk een glandula postbranchialis in een normale schildklier. Zij schreef aan deze een eigen intern secretorische werkzaamheid toe.

Dit orgaantje was volgens Getzowa opgebouwd uit een cyste (vgl. canal central), die door haar ductus postbranchialis werd genoemd. Hiervan gingen verschillende blind eindigende vertakkingen uit. Haar wand bestond uit een- of meer- (meestal twee-) lagig cubisch of cylindrisch epitheel, soms zag zij zelfs trilhaarepitheel. Het protoplasma van deze cellen was zeer fijn gekorreld.

Rondom de ductus postbranchialis en hare vertakkingen werden soms solide celhoopjes aangetroffen, bij jongere individuen waren dit meer celstrengen.

Resumeerend kunnen wij zeggen, dat Getzowa aan de ultimobranchiale lichaampjes het vermogen ontzegde om schildklierweefsel te vormen, doch ze beschouwde als autonome kliertjes met een eigen intern secretorische functie. Bovendien hadden zij de potentie glandula parathyreoidea- en thymusweefsel te vormen.

Nu bleef de mogelijkheid nog open, dat de vondsten van Maresch en later soortgelijke van Mc. Callum en Marshal Fabyan (1907), P. Schilder (1907), Wegelin (1926) ons nader zouden kunnen brengen tot de oplossing.

Van verschillende zijden wees men er evenwel op, dat de identiteit van het secreet in de schildklierfollikels met dat in bedoelde cysten afkomstig van de ultimobranchiale lichaampjes, slechts berustte op gelijke kleuring met bepaalde vloeistoffen.

Erdheim wees er dan ook in 1904 reeds op, dat dit al zeer weinig beteekende, want ieder stagneerend eiwithoudend secreet deed hetzelfde.

Later bestreden Schilder (1911) met J. Erdheim (1904) zelfs de opvatting, dat deze cysten in dergelijke gevallen resten van de ultimobranchiale lichaampjes waren.

Ja, alleen op deze vorm- en kleurovereenkomst afgaande, zou men evengoed kleine retentiecysten, zooals die in sommige schrompelnieren werden aangetroffen, als schildklierfollikels kunnen beschouwen (Koch 1925). Hetzelfde gold mutatis mutandis voor „colloidblaasjes", zooals men die soms in speekselklieren aantrof (M. B. Schmidt, 1896), zie R. Hückel 1932.

Pas een functioneele en chemische identiteit zou o. i. langs deze weg kunnen leiden tot de aanname, dat het secreet in die resten van de ultimobranchiale lichaampjes, gelijk is aan dat in de follikels van de mediane schildklieraanleg.

Het behoeft ons dan ook niet te verwonderen, dat er geen eenstemmigheid ontstond omtrent het aantal werkelijke aanlegcentra van de schildklier. Want ook vergelijkend embryologisch en anatomisch kwam men niets nader tot de oplossing. In Hoofdstuk I § 1 wezen wij reeds op het feit, dat vrijwel in de geheele reeks der gewervelde dieren er

orgaantjes voorkwamen, waarmede men de ultimobranchiale lichaampjes van de zoogdieren homoloog wilde verklaren. Doch hun gedrag bij de zoogdieren, waar zij met de schildklier versmelten (volgens Maurer de buideldieren en de tandarme dieren uitgezonderd), is totaal verschillend van dat bij de lagere gewervelde dieren. Bij deze laatste blijven zij zelfstandig, en vormen zij, althans volgens Maurer (1906), nimmer colloid.

Sindsdien hebben de onderzoekers zich definitief in twee kampen gesplitst. Zoo beschouwde Grosser (1910) de ultimobranchiale lichaampjes als rudimentaire klieren zonder uitvoergang, terwijl Moody (1912) ze bij varkensembryonen juist wel in staat achtte schildklierweefsel te vormen.

Kingsbury (1915) stelde vast, nadat Mayr (1913) in een groote publicatie wel enkele nieuwe namen ingevoerd had, zonder daarmede ons inzicht te verruimen, dat er omtrent drie punten verschil van meening heerschte:

1. Zijn de ultimobranchiale lichaampjes van branchiale of van postbranchiale origine?
2. Persisteeren zij, dragen zij bij tot de vorming van de definitieve schildklier?
3. Als hoedanig moet men de ultimobranchiale lichaampjes opvatten?

   Kingsbury zelf hield ze voor van branchiale afkomst: „No reason is seen for considering the ultimobranchial body so called either as representing an ancestral gland, vestigial in mammals or representing any specific pouch V or VI, but merely formed by a continued growth tendency in the branchial entoderm".

   Ultimobranchiale lichaampjes tezamen met de vierde kieuwzakjes noemde hij complex IV. Op het moment van de fusie met de mediane schildklieraanleg bezat het een netwerkstructuur. De eerste tijd er na

kon men het nog als een circumscript vormsel onderkennen, later verdween het. Volgens Kingsbury was er geen enkel argument voor de stelling, dat deze vormsels een specifieke functie bezaten of bezeten hadden.

Daarentegen sloot Badertscher (1918) zich bij Moody aan.

De Winiwarter (1923) meende dat de ultimobranchiale lichaampjes behalve het vermogen om schildklierweefsel te vormen ook in staat waren parathyreoid- en thymusweefsel te vormen (vgl. Getzowa).

Rogers (1927) beschouwde het evenals Kingsbury als een product van een „caudal growth tendency". Zij het dan, dat deze bij de rattenembryonen, die Rogers onderzocht, blijkbaar in het derde paar inwendige kieuwzakjes gezeteld was. Overigens vertolkte ook deze onderzoeker de meening, dat de ultimobranchiale lichaampjes schildklierweefsel vormden.

„After the fusion, a gradual but complete transformation of the ultimobranchial body begins. The manner in which vascular connective tissue slowly invades the body and breaks it up into ramifications which give rise to cords not morphologically different from those of the thyroid, as previously described". Het centrale groeicentrum, dat Kull in 1926 als „central cluster" in de schildklier had opgemerkt, was volgens Rogers het ultimobranchiale lichaampje. Ook meende hij, dat op deze lichaampjes van toepassing was wat Mangold (1922) aangetoond had, n.l. dat wanneer indifferent embryonaal materiaal in een nieuwe omgeving gebracht werd, het zich dan in harmonie hiermede en niet zooals zijn afkomst zou doen vermoeden, ging differentieeren. Aldus ook de ultimobranchiale lichaampjes, die te midden van schildklierweefsel kwamen te liggen.

G. Louis Weller (1933), eveneens aanhanger van

de leer van drie aanlegcentra, zag bij menschelijke embryonen vanaf het prilste begin al overeenkomst tusschen de cellen van mediane en laterale schildklieraanleg: „haar cellen, lat. aanleg, are very similar in appearance to those of the median thyroid primordium".

R. M. Selle kon bij vleermuisembryonen geen ultimobranchiale lichaampjes vinden (1935).

B. F. Kingsbury (1935) zag de ultimobranchiale lichaampjes bij menschelijke embryonen degenereeren, zoodat hij geneigd was aan te nemen, dat zij niet bijdroegen in de opbouw van de schildklier. Bij kalfsembryonen was hij van meening, dat de ultimobranchiale lichaampjes géén schildklierweefsel konden vormen.

Vraagstelling No. IV.

Vormen de ultimobranchiale lichaampjes van schapenembryonen schildklierweefsel? Doen zij dit geheel of gedeeltelijk?

---

§ 2.

Glandulae Parathyreoideae.

Het is wel zeer waarschijnlijk, dat lang vóór 1880, het jaar waarin J. Sandström en E. Cr. Baber (1881) onafhankelijk van elkaar de glandulae parathyreoideae ontdekten, vele onderzoekers deze kliertjes moeten hebben waargenomen. Grüber (1876), Verneuil (1856), Madelung (1879), His, Zuckerkandl (1879), Kadyi (1879), Merten (1879), Streckeisen (1886) en Wölfler (1881) hielden ze meestal voor accessorische schildkliertjes, tot Sandström er op wees, dat bij volwassen menschen, afgezien van schildklier en thymus, er parige constant aanwezige kliertjes voorkwamen, die in grootte, vorm en ligging sterk varieerden.

Deze ± 6 mm. groote roodbruine orgaantjes, die hij glandulae parathyreoideae noemde, lagen meestal tegen de achtervlakte of aan de onderrand van de schildklier en wel bij voorkeur daar waar de A. thyreoidea inferior de schildklier binnendrong. Hun microscopische samenstelling uit een netwerk van epitheliale celstrengen, waartusschen vele capillairen, deed S a n d s t r ö m vermoeden, dat zij afsplitsingen waren van de embryonale schildklieraanleg. Dit laatste meende B a b e r (1881) te kunnen bevestigen, want hij zag deze vormsels, die hij bij een groote reeks dieren, o.a. het schaap (rond de bifurcatie van de A. carotis communis) aantrof, zich geleidelijk omvormen in schildklierweefsel. Waren tot dan toe deze glandulae parathyreoideae buiten de schildklier aangetroffen, ook in de schildklier zag men vreemde orgaantjes.

Zoo had W ö l f l e r (1881) bij de mensch deze vreemdsoortige plekjes voor „unentwickelt Bildungsmaterial" gehouden, ofschoon zij soms door een bindweefselkapsel gescheiden werden van het omgevende schildklierweefsel.

Ook door B a b e r (1881), R o g o w i t s c h (1888), H ü r t h l e (1894) en Z i e l i n s k a (1894) werden zij beschreven. R o g o w i t s c h kende ze bij honden het vermogen toe om teloor gegaan schildklierweefsel te vervangen en H ü r t h l e zag er zelfs follikels uit ontstaan. Z i e l i n s k a daarentegen wees op hun lymphoid karakter.

G l e y die in 1892, nadat hij, N i c o l a s (1892) en C h r i s t i a n i (1893) deze glandulae parathyreoideae bij knaagdieren en chiropteren ontdekt hadden, deze vormsels physiologisch onderzocht, meende dat men bij proefdieren (hond b.v.) pas door een „thyroidectomie complète", waaronder hij de extirpatie van de schildklier tezamen met deze orgaantjes verstond, cachexie kon doen ontstaan. Omtrent de structuur er van zei hij: „La structure de ces glandules (G l e y sprak van glandules thyroidiennes) n'est pas la même que celle du corps principal, mais rappelle de la

glande thyroide à l'état embryonnaire". Toen hij ze bovendien in de schildklier aantrof, stond hun embryonaal karakter wel volkomen voor hem vast, temeer daar bij totale wegname van de schildklier (dus met de in haar aanwezige embryonale stukjes) het proefdier stierf, terwijl dit in leven bleef als hij deze embryonale stukjes spaarde en rondom de schildklier extirpeerde. Dan zag hij ze toenemen in grootte en gewicht en wat was dus logischer dan aan te nemen, dat zij uitgroeiden tot volwassen schildklierweefsel. De noodzaak dwong hen om zich om te vormen tot schildklierweefsel of zooals G l e y zei: „la fonction crée l'organe".

G l e y's resultaten werden heftig bestreden door M o u s s u (1892), B l u m r e i c h (1896) en H o f m e i s t e r (1892). Deze laatste zag n.l. dat wegname van de schildklier bij jonge konijnen sterke cachexie veroorzaakte, terwijl verwijdering van de glandulae parathyreoideae een letaal verloopende tetanie deed ontstaan. Een histologische omvorming van embryonaal tot volwassen schildklierweefsel werd door hen niet waargenomen.

K o h n (1895) onderscheidde de glandulae parathyreoideae, die hij vanwege hun gelijkenis met de door M a u r e r (1888) bij de amphibieën beschreven orgaantjes epitheellichaampjes noemde, in binnenste en buitenste epitheellichaampjes. Onder de naam buitenste epitheellichaampjes verstond hij dié glandulae parathyreoideae, die nimmer geheel door schildklierweefsel omgeven werden, dus b.v. in een putje van het schildklieroppervlak, op het oppervlak of geheel buiten de schildklier gelegen waren. Deze buitenste epitheellichaampjes, één links en één rechts, vond hij bij alle zoogdieren. In hun onmiddellijke nabijheid vond hij bij katten een stukje thymusweefsel, dat hij buitenste thymuslapje noemde (zie § 3 van dit hoofdstuk).

De in de schildklier gelegen glandulae parathyreoideae noemde hij binnenste epitheellichaampjes. Of deze bij alle zoogdieren voorkwamen, wist hij niet; wel vond hij ze bij

katten- en konijnenembryonen, wederom in gezelschap van een stukje thymusweefsel en tevens van een met laag epitheel bekleede cyste. Dit stukje thymusweefsel noemde hij binnenste thymuslapje.

Nimmer zag K o h n, dat de epitheellichaampjes in schildklierweefsel veranderden, ware dit zoo, dan zou men ze bij oude dieren allicht niet aantreffen, zij zouden dan immers zijn „opgebruikt".

Alle vier de epitheellichaampjes, zoowel als de vier thymuslapjes hield K o h n voor rudimentaire orgaantjes met een eigen zelfstandige aanleg, dus geen afsplitsingen van de embryonale schildklieraanleg. Hun contact met de schildklier was secundair tot stand gekomen.

S c h a p e r, die bij het schaap meer dan twee glandulae parathyreoideae waarnam en ook voor de mensch de binnenste epitheellichaampjes beschreef, liet in hetzelfde jaar zich a. v. uit over het ontstaan van de epitheellichaampjes bij schapenembryonen: „Ik vermoed dat de buitenste epitheellichaampjes ontstaan zijn uit enkele celcomplexen, die op de weg, die de schildklier gedurende haar ontwikkeling tot het bereiken van haar defenitieve plaats doorliep, de samenhang met deze verloren hebben en door het gelijktijdig verlies van de voor de typische verdere ontwikkeling benoodigde correlaties in hun embryonale toestand gebleven zijn".

Hetzelfde gold voor de binnenste epitheellichaampjes, doch aangezien deze hun samenhang met de schildklier op een later tijdstip verloren hadden, werden zij als regel nog wel in de schildkliermassa ingesloten.

Ofschoon het functioneel wel van weinig beteekenis zou zijn, zag hij met zekerheid, dat deze epitheellichaampjes zich konden omvormen tot schildklierweefsel.

We zagen dus, dat er bij alle dieren twee glandulae parathyreoideae voorkomen en wel die, door K o h n met de naam van buitenste epitheellichaampjes bestempeld, doch dat bij enkele dieren hun aantal vier bedroeg door de extra

aanwezigheid van de twee binnenste epitheellichaampjes.

Hoewel nu Kohn alreeds vermoed had, dat aan deze glandulae parathyreoideae een eigen aanlegcentrum toekwam, meende in 1896 Jacoby desondanks, dat bij kattenembryonen de buitenste epitheellichaampjes uit de thymus en de binnenste uit de schildklier (vermoedelijk de laterale aanleg hiervan) ontstonden. Hoewel deze waarneming op zich zelf fout was, wees zij toch op een soort verband van de buitenste epitheellichaampjes met de thymus en een analoog verband van de binnenste met de schildklieraanleg. Dit nu hadden reeds vele onderzoekers gezien en zoo wordt het begrijpelijk, dat b.v. Fransche onderzoekers uit die dagen de buitenste epitheellichaampjes glandules thymiques en de binnenste glandules thyroidiennes noemden.

Een van de eersten, die zulk een kliertje in samenhang met de thymus opmerkte, was Kastschenko (1887), later ook Piersol (1888), die het bij varkensembryonen juist tegen de thymuskop aan vond liggen op de grens van het entodermale (afkomstig van het derde inwendige kieuwzakje) en het ectodermale (afkomstig van het derde uitwendige kieuwzakje) deel hiervan. (Zie hoofdstuk II § 3).

Kastschenko noemde dit kliertje nodulus thymicus en leidde het af van het derde inwendige kieuwzakje. Het bleef in langdurige samenhang met de eveneens hieruit ontstane thymus.

Nu hadden vermoedelijk Stieda (1881) en Fischelis (1885) dit orgaantje ook reeds gezien, doch deze onderzoekers hielden het voor de glandula carotis. Evenwel had Kastschenko de werkelijke glandula carotis zien ontstaan als een woekeringsproduct van de A. car. communis.

Ook Born (1883), Marchand (1893) en Arnold (1865) hadden daar reeds op gewezen. Zoo sprak Marchand van „nodule carotidienne" en Arnold van „glomérule artérieux intercarotidienne".

Toch had b.v. Stieda met zijn glandula carotis zeker

een glandula parathyreoidea op het oog, toen hij haar structuur als volgt beschreef: „un réseau de cordons cellulaires, qui est traversé par des vaisseaux sanguins".

Daarbij kwam nog het feit, dat hij deze „glandula carotis" nu eens in samenhang met de thymus, een ander maal in samenhang met de laterale schildklieraanleg beschreef!

Wat de plaats van aanleg betrof hadden R a b l (1886), F i s c h e l i s (1885) en D e M e u r o n (1886) er evenals K a s t s c h e n k o op gewezen, dat deze nodulus thymicus ontstond uit het derde inwendige kieuwzakje. Hoewel P r e n a n t (1894) het daarmede eens was, noemde hij dit orgaantje aanvankelijk toch glande carotidienne van wege zijn ligging tegen de A. carotis communis. Op een later tijdstip in de embryonale ontwikkeling doopte hij het om in glandule thymique, daarmede de genetische samenhang met de thymus tot uiting brengend. P r e n a n t zei dan ook: „La glande carotidienne est une glande vasculaire sanguine, c'est à dire une organe pénétrée par les vaisseaux, qui prend naissance comme la tête du thymus aux dépens de la troisième poche entodermique branchiale, qui appendue d'abord à la carotide primitive (glande carotidienne) est ensuite réunie à la tête du thymus (glandule thymique)."

Wij zien dus, dat wat de bouw van de glandulae parathyreoideae betreft, alle onderzoekers in groote lijnen overeenstemden, ofschoon J. A r n o l d (1865), P f o e r t n e r (1869) en M a r c h a n d (1891) hun cellen als verdikte capillairwandcellen opvatten. L u s c h k a (1862), H e p p n e r (1869) en S t i l l i n g (1887) meenden, dat zij qua celvorm, afkomstig moesten zijn van kieuwdarmepitheel. Bovendien wees de laatste op hun gelijkenis met de cellen van de bijnierschors.

Doch ook in samenhang met de laterale schildklieraanlegcentra had men vormsels gezien met de bouw van glandulae parathyreoideae.

Ofschoon S t i e d a (1881) aan de dorsale wand van

het vierde inwendige kieuwzakje bij schapenembryonen. Remak (1855) en Koelliker (1879) zulk een orgaantje vermoedelijk reeds opgemerkt hadden, beschreef de Meuron (1886) ze bij schapenembryonen in samenhang met het vierde inwendige kieuwzakje, waaruit de laterale schildklieraanleg ontstond. Het aldaar zich ontwikkelende orgaantje was histologisch identiek met het in de kop van de thymus gelegene glande carotidienne (buitenste epitheellichaampje), waaruit dus volgde, althans volgens de Meuron, dat het ook zou bijdragen in de opbouw van de thymus.

Nu had Kastschenko dit orgaantje bij zijn varkensembryonen niet kunnen vinden. Prenant (1894) bevestigde, eveneens bij schapenembryonen, de vondst van de Meuron: „Quant à l'épaissement dorsal et latéral de la quatrième poche branchiale, décrit par de Meuron et considéré par cet auteur comme prenant part à la contribution du thymus, il est vraisemblablement représenté par l'amas cellulaire lymphoide qui renforce la paroi externe de l'ébauche thyroide latérale; nous n'avons pas vu cependant cet amas se séparer de cette ébauche et devenir indépendant". Dit orgaantje noemde hij glandule thyroidienne. Het ontstond in de hoek tusschen de beide takken, waaruit het vierde inwendige kieuwzakje bestond.

Ook Prenant wees op de identiteit van dit orgaantje, wat de structuur betrof, met de glandule thymique. Het bleef in permanente samenhang met de laterale schildklieraanleg, waarvan het trouwens volgens Prenant een derivaat was. Dit had tot gevolg, dat het in nauw contact kwam met het versmeltingsproduct van het mediane en de beide laterale schildklieraanlegcentra.

Volgens Jacoby (1894) ontstonden bij kattenembryonen de buitenste epitheellichaampjes uit de thymus en de binnenste uit de schildklier (vermoedelijk de laterale aanleg). De glandula carotis hield hij voor een vaatproduct.

Simon (1896) zag bij kattenembryonen de glandule

thymique uit het derde inwendige kieuwzakje en de glandule thyroidienne uit de laterale schildklieraanleg ontstaan. Dit laatste zou dan bij de knaagdieren op een later tijdstip weer verdwijnen, in tegenstelling met de herkauwers en carnivoren, waar het zou persisteeren. De glandule thymique scheen de thymus te overleven. Bij de knaagdieren en carnivoren ontstond er zeker, bij de herkauwers waarschijnlijk, het buitenste epitheellichaampje van K o h n uit. Alle zoogdieren bezaten zoowel binnenste als buitenste epitheellichaampjes, uitgezonderd het varken. Wat de bouw betrof, deze was voor glandule thymique en glandule thyroidienne gelijk, doch totaal verschillend van die van de schildklier. Van functieovername van de laatste door de epitheellichaampjes was hem niets bekend.

Eveneens in 1896 verscheen de publicatie van K. G r o s c h u f f, die tot grondslag diende voor het werk van het meerendeel der latere onderzoekers. Ook wij zullen het door hem opgestelde schema aan het einde van deze paragraaf opnemen. De opvatting van J a c o b y was hem totaal onbegrijpelijk, want hoe konden uit twee zoo verschillende organen, als thymus en schildklier waren, twee soorten kliertjes (resp. buitenste -en binnenste epitheellichaampjes) ontstaan, die histologisch gelijk waren. Daarentegen leerde zijn eigen onderzoek van schapenembryonen hem, dat bij een embryo van 10 mm. aan de dorsocraniale wand van het derde inwendige kieuwzakje het epitheel ging prolifereeren tot diep in het weefsel van de derde kieuwboog toe. Deze epitheelproliferatie was de aanleg van het buitenste epitheellichaampje. Uit het ventrale deel van hetzelfde kieuwzakje ontwikkelde zich de thymus. Gezamenlijk snoerden thymus en buitenste epitheellichaampje zich af. Bij sommige dieren, doch zeker niet bij het varken en de knaagdieren, ontwikkelde zich aan de dorsocraniale wand van het vierde inwendige kieuwzakje eveneens zulk een epitheellichaampje en wel het binnenste.

Gezien het feit, dat uit het divertikel(?) van het vierde inwendige kieuwzakje de laterale schildklieraanleg(?) ontstond, was het niet te verwonderen, dat zij na hun afsnoering van de kieuwdarm bleven samenhangen. Aangezien nu de laterale schildklieraanleg in de mediane werd opgenomen, werd het er mee samenhangende epitheellichaampje in meerdere of mindere mate eveneens ingesloten, vandaar de naam binnenste epitheellichaampje. Ditzelfde gold voor een stukje thymusweefsel, wanneer n.l. het vierde inwendige kieuwzakje ook de potentie bezat om thymusweefsel te vormen (zie § 3 van dit hoofdstuk).

Nu was reeds door verschillende onderzoekers er op gewezen, dat het niveau waarop de buitenste epitheellichaampjes werden aangetroffen, als regel caudaal lag van dat waarop de binnenste gelegen waren. Ook dit vreemde feit, „vreemd" inderdaad, immers het niveau van de plaats van aanleg van de buitenste epitheellichaampjes lag craniaal (derde inwendige kieuwzakje) van dat van de binnenste epitheellichaampjes (vierde inwendige kieuwzakje) werd door G r o s c h u f f afdoende verklaard. De uit het ventrale deel van het derde inwendige kieuwzakje ontstane thymus ontwikkelde zich tot een lange streng, waarvan het caudale einde al gauw het niveau waarop de schildklier (dan nog mediane aanleg) lag ging passeeren op weg naar de thorax. Na de afsnoering ging de geheele thymusstreng zich caudaalwaarts verplaatsen en wel in zulk een mate, dat op een gegeven moment zelfs haar craniale einde, waaraan het buitenste epitheellichaampje was opgehangen, de schildklier al ongeveer gepasseerd was, in ieder geval al het niveau voorbij was, waar het mediale schildklieraanlegcentrum aan beide zijden de laterale aanlegcentra tezamen met de daarmede verbondene binnenste epitheellichaampje omgroeide.

Nadat zoo het craniale einde van de thymusstreng met het buitenste epitheellichaampje de onderrand van de schildklier bereikt had, brak de thymusstreng door, wat dus tot

gevolg had, dat het craniale thymusstukje tezamen met het buitenste epitheellichaampje bleven liggen.

De caudale einden van de thymusstrengen van links en rechts vormden dan, nadat zij zich tegen elkaar gelegd hadden, de definitieve thymus. Waar nu eigenlijk op ieder niveau die „loslating" kon plaats hebben, sprak het vanzelf dat het niveau, waar de buitenste epitheellichaampjes (vaak nog samen met het persisteerende craniale thymuseinde, d.i. het buitenste thymuslapje van K o h n) kwamen te liggen, zeer verschillend was. Bij het schaap bleven zij meestal hoog craniaal bij de carotisbifurcatie liggen, bij andere dieren lagen zij b.v. aan de onderrand van de schildklier of nog meer caudaal. Hoe dan ook, in de schildkliermassa lag het vanzelfsprekend bijna nooit, vandaar K o h n's (vrij) juiste naam van buitenste epitheellichaampjes. Als uitzondering trof G r o s c h u f f het een enkele maal in de schildklier aan. Minder juist was evenwel de naam van binnenste epitheellichaampjes, want al was hij juist voor schaap, geit, kat en hond, bij de mensch was deze insluiting minder volkomen en kwam het veelal aan het schildklieroppervlak of ver hier buiten te liggen.

Helaas bezigde G r o s c h u f f een nieuwe nomenclatuur, die hij bovendien telkens wijzigde.

De naam van glandulae parathyreoideae voor beide groepen van epitheellichaampjes aanvaardde hij niet, ofschoon reeds toen bekend was, dat zij histologisch gelijk waren. Latere onderzoekingen zouden leeren, dat zij ook in functioneele zin gelijk waren. Had G r o s c h u f f dit wel gedaan, dan zou zijn onderscheiding op genetische basis in parathymus (afkomstig van het derde inwendige kieuwzakje — buitenste epitheellichaampje van K o h n — glandule thymique) en parathyreoidea (afkomstig van het vierde inwendige kieuwzakje — binnenste epitheellichaampje van K o h n — glandule thyroidienne) meer reden van bestaan gehad hebben.

Maurer (1906) stelde vast, dat er bij mensch, schaap, rund, geit, konijn, vleermuis, hond, kat, paard, dromedaris en mierenegel vier glandulae parathyreoideae aanwezig zijn, resp. twee afkomstig van het derde paar en twee afkomstig van het vierde paar inwendige kieuwzakjes.

Daarentegen waren er bij varken, mol, spitsmuis, marmot, rat, veldmuis en zeehond slechts twee aanwezig en wel die afkomstig van het derde paar inwendige kieuwzakjes.

Enkele onderzoekers meenden evenwel, dat behalve het derde en vierde paar inwendige kieuwzakjes ook andere inwendige kieuwzakjes dit vermogen zouden bezitten. Wij noemen o.a. Rabl (1909), die bij menschelijke embryonen uit het tweede paar inwendige kieuwzakjes glandulae parathyreoideae zag ontstaan en Getzowa (1907) en de Winiwarter (1927), die resp. bij menschelijke- en hondenembryonen hen zagen ontstaan uit het vijfde paar inwendige kieuwzakjes.

Gesteld, dat deze waarnemingen juist zijn, dan zou bij de zoogdieren een grooter aantal kieuwzakjes de potentie bezitten deze kliertjes te vormen, dan dat dit bij lagere gewervelde dieren het geval is.

Immers zoowel de Anuren en Urodelen (Maurer), Reptiliën (Maurer en van Bemmelen) als de Vogels (de Meuron, van Bemmelen, Mall en Verdun) kunnen alleen met hun derde en vierde paar inwendige kieuwzakjes glandulae parathyreoideae vormen.

Een uitzondering zouden volgens van Bemmelen de slangen zijn, waar ook het tweede paar inwendige kieuwzakjes glandulae parathyreoideae kan vormen. Nu wees Maurer (1896) op een principieel onderscheid in de plaats van ontstaan van de glandulae parathyreoideae bij de verschillende vertegenwoordigers van de gewervelde dieren. Lag deze bij Anuren, Urodelen, Reptiliën en Vogels in het ventrale deel van het derde en vier paar inwendige kieuwzakjes, bij de zoogdieren daarentegen was zij gelegen

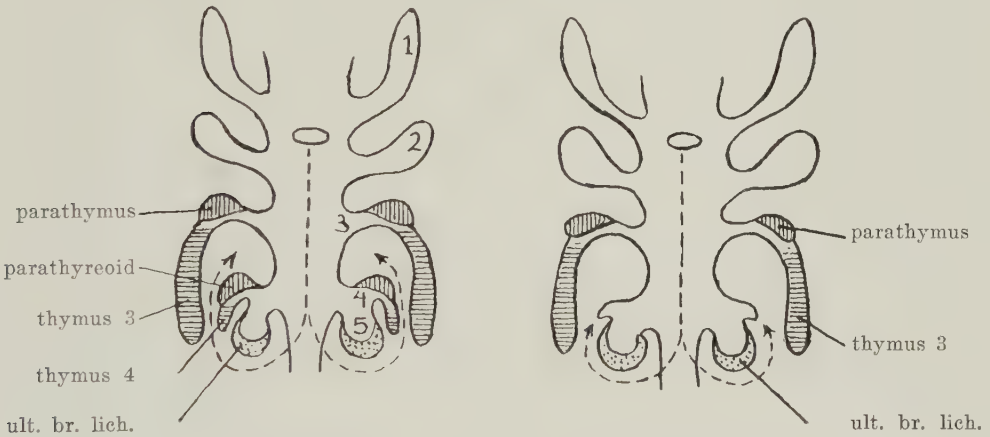
in het dorsale deel van de inwendige kieuwzakjes. Voor de thymus gold het omgekeerde, dus bij de lagere gewervelde dieren dorsaal, bij de zoogdieren ventraal.

Hoewel het vraagstuk omtrent de homologie buiten onze doelstellingen valt, vraagt men zich af, of deze homologie juist is en indien zij juist is, waarop dan bij de zoogdieren plotseling deze „ommekeer'' berust.

Vraagstelling No. V.

Waar bevinden zich bij schapenembryonen de plaatsen waar de glandulae parathyreoideae worden aangelegd?

Schema van de kieuwspletenderivaten (G r o s c h u f f, 1896).



Paard, herkauwers, roofdieren, mensch.

Varken, insect.eters knaagdieren.

§ 3.

Thymus en thymusweefsels elders.

Thymus.

Gaan wij eerst de ontwikkeling van de thymus zelf na, d.i. de oogenschijnlijk onparige klier, die in het mediastinum anterius achter het sternum gelegen is en zich ook veelal een eindweegs in het halsgebied voortzet.

Waren ongeveer alle onderzoekers het er over eens, dat het voornaamste aandeel in zijn vorming berustte bij de inwendige kieuwzakjes, enkele van hen meenden, dat ook het ectoderm een rol zou spelen, ja His (1886) achtte hem alleen van ectodermale origine (n.l. het derde en vierde paar uitwendige kieuwzakjes). In de latere jaren heeft men aan de laatste factor geen waarde meer toegekend.

Had Koelliker (1879) de thymus bij konijnenembryonen zien ontstaan in de vorm van twee buisjes, die uit de inwendige kieuwzakjes stamden, Stieda (1881) meende hem bij schapenembryonen te moeten afleiden òf van het derde òf van het vierde paar inwendige kieuwzakjes. Na afgesnoerd te zijn, gingen zij zich thoracaalwaarts verplaatsen.

Fischelis (1885) zag hem evenwel bij varkensembryonen zich ontwikkelen uit het derde paar inwendige èn uitwendige kieuwzakjes. Tot eenzelfde resultaat kwam de Meuron (1886) bij schapenembryonen.

Kastschenko (1887) gaf na onderzoek van varkensembryonen een uitvoerige beschrijving. Hij onderscheidde een thymus superficialis, die ontstond uit de tot een solide celknop geworden sinus praecervicalis, waaraan een rest van het tweede uitwendige kieuwzakje verbonden was: een caput thymi ontstaan uit het derde inwendige kieuwzakje, derde uitwendige kieuwzakje en de vesicula thymica (een blaasvormige rest van het vierde uitwendige kieuwzakje)

en tenslotte een cauda thymi, die uitsluitend als een buisvormige verlenging van het derde inwendige kieuwzakje zich ontwikkelde. Uit de vergroeide caudae van links en rechts ontstond de definitieve thymus. In het caput was bovendien de nodulus thymicus gelegen, die later een glandula parathyreoidea (epitheellichaampje afkomstig van het derde inwendige kieuwzakje) bleek te zijn.

P i e r s o l (1888) leidde de thymus af van het derde inwendige kieuwzakje, terwijl uit het overeenkomstige uitwendige een orgaantje ontstond, dat hij identiek achtte aan het door F r o r i e p beschreven orgaantje. Het droeg niet bij tot de vorming van de thymus. (In hoofdstuk I § 3 werd reeds uitvoerig ingegaan op de beteekenis van sinus praecervicalis enz.).

P r e n a n t (1894) zei op grond van onderzoek van schapenembryonen: „en résumé la tête du thymus se développe au dépense de la troisième poche branchiale et d'un diverticule de cette poche; celui ci qui est sans doute identique à la vésicule thymique de K a s t s c h e n k o.....". Voorts bleven er enkele deelen van de thymus onontwikkeld: „il existe chez l'embryon de mouton deux parties de thymus, qui par l'accroissement en volume et le développement histologique sont en retard sur les autres portions. Ce sont d'abord le cordon intermédiaire cervicale, qui unit la tête du thymus au corps cervicale de l'organe; puis le cordon cervicothoracique, qui relit la partie cervicale à la partie thoracique."

Eenstemmig aanvaardden alle onderzoekers het derde paar inwendige kieuwzakjes als dè plaats van ontstaan van de thymus.

Vraagstelling No. VI.

Dragen de vesiculae praecervicales bij tot de vorming van de thymus?

Thymusweefsels elders.

Men vond ook buiten de thymus stukjes weefsel met een typische thymusstructuur.

K o e l l i k e r (1879) vond in de schildklier van konijnenembryonen raadselachtige plekjes. Zoo ook L u p o (1888) en Z i e l i n s k a (1894). Deze verdeelden de schildklier bij jonge menschen en enkele dieren (hond en kat) in een epitheliaal en een lymphoid deel. Pas in 1895 wees K o h n erop, dat dat „lymphoide'' weefsel thymusweefsel was. Hij vond n.l. bij hond, kat en rat in de schildklier in gezelschap van het binnenste epitheellichaampje en van het centrale kanaal een stukje thymusweefsel, dat hij „binnenste thymuslapje'' noemde. Zijn ligging, bouw en verhouding t.o.v. andere organen was constant.

Bij het buitenste epitheellichaampje vond hij het z.g. „buitenste thymuslapje''.

Evenals de vier glandulae parathyreoideae (epitheellichaampjes) beschouwde K o h n de vier thymuslapjes als zelfstandige orgaantjes.

G r o s c h u f f (1896) loste het raadsel op. Bij runderembryonen (altijd) en bij schapenembryonen (soms) bezat het vierde paar inwendige kieuwzakjes het vermogen om thymusweefsel te vormen, dat dan tezamen met het epitheellichaampje 4 (afkomstig van het vierde inwendige kieuwzakje) en de laterale schildklieraanleg (i.c. ultimobranchiale lichaampje) in de mediane schildklieraanleg werd opgenomen en aldus tot het binnenste epitheellichaampje van K o h n werd, zooals hij dit b.v. bij de kat in de schildklier aantrof. Een minder volkomen „opname'' was volgens G r o s c h u f f soms oorzaak, dat b.v. het binnenste epitheellichaampje en het binnenste thymuslapje buiten de schildklier konden komen te liggen.

Wat K o h n als buitenste thymuslapje beschreef was niets anders dan het craniale stuk van de uit het derde

inwendige kieuwzakje ontstane thymus, dat met het epitheellichaampje 3 (de glandula parathyreoidea afkomstig van het derde inwendige kieuwzakje) verbonden bleef, nadat de thymusstreng was doorgebroken. Verdun (1897) bevestigde deze vondsten voor menschelijke embryonen.

In 1899 toonden Hermann en Verdun ook voor menschelijke embryonen een thymus 4 (dus afkomstig van het vierde inwendige kieuwzakje) aan, welke waarneming in 1900 door Groschuff bevestigd werd. Deze onderzoeker stelde de regel op, dat die dieren, die in staat zijn met hun vierde inwendige kieuwzakje een glandula parathyreoidea te vormen, óók het vermogen kunnen hebben een thymus 4 te vormen.

Dezelfde onderzoekers, die aan het 2de en 5de paar inwendige kieuwzakjes het vermogen wilden toekennen glandulae parathyreoideae te vormen, kenden zulk een vermogen ook toe voor de vorming van een thymusbranchiomeer. (Rabl (1909) bij menschelijke embryonen een thymus 2, Getzowa eveneens bij menschelijke embryonen een thymus 5, de Winiwarter (1923) een thymus 5 bij hondenembryonen).

Bij de lagere gewervelde dieren zag men de thymus ontstaan uit het dorsale deel van een groot aantal kieuwzakjes. Ofschoon al deze vormsels door Maurer thymus genoemd werden, zag hij in een ventrale voortzetting van het derde inwendige kieuwzakje bij de hagedis het homologon voor de thymus van de zoogdieren.

Vraagstelling No. VII.

Bezit het vierde inwendige kieuwzakje bij schapenembryonen ook het vermogen om thymusweefsel te vormen?

VRAAGSTELLINGEN.

Vraagstelling No. I.

Is er op grond van de argumenten van hen, die een vijfde paar inwendige kieuwzakjes (bij een totaal aantal van vijf paar kieuwbogen) aannemen, ook reden dit te doen bij schapenembryonen?

Vraagstelling No. II.

Op welk tijdstip gedurende het overgroeiingsproces van de sinus praecervicalis door het operculum van de hyoidboog, snoert de vesicula praecervicalis zich af en waarvan snoert dit blaasje zich af bij schapenembryonen?

Vraagstelling No. III.

Zijn gesloten kieuwspleten regel bij schapenembryonen?

Vraagstelling No. IV.

Vormen de ultimobranchiale lichaampjes van schapenembryonen schildklierweefsel?

Vraagstelling No. V.

Waar bevinden zich bij schapenembryonen de plaatsen waar de glandulae parathyreoideae worden aangelegd?

Vraagstelling No. VI.

Dragen de vesiculae praecervicales bij tot de vorming van de thymus?

Vraagstelling No. VII.

Bezit het vierde inwendige kieuwzakje bij schapenembryonen ook het vermogen om thymusweefsel te vormen?

HOOFDSTUK III.

EIGEN ONDERZOEK.

Materiaal.

De in het Anatomisch Laboratorium te Leiden aanwezige reeks van schapenembryonen diende als materiaal voor dit onderzoek. Deze werden daartoe in seriecoupes gelegd en met haematoxiline-eosine gekleurd. De dikte der coupes bedroeg 10 μ. De snijrichting was afwisselend transversaal, sagittaal en frontaal. Volgens de methode van B o r n werden er wasmodellen van vervaardigd.

De afbeeldingen hiervan en een aantal microfoto's [1]) worden tusschen de tekst opgenomen. Aan het einde van dit hoofdstuk worden zij in een tabel vereenigd. De verschillende reconstructies van hetzelfde embryo worden met hetzelfde Romeinsche getal aangeduid. Aldus zijn zij in 8 groepen onderscheiden.

Alvorens over te gaan tot een beschrijving van de onderzochte embryonen, moeten wij enkele begrippen nauwkeurig omschrijven.

Definities.

1. Onder *kieuwbogen* verstaan wij de symmetrische prominenties, zoowel van het oppervlak van de embryonale voordarm als van het craniale lichaamsoppervlak. Deze staan ongeveer loodrecht op de lengterichting van het

---

1) De microfoto's zijn met Arabische cijfers doorloopend genummerd. Bij iedere microfoto wordt de gefotografeerde coupe vermeld, waarbij nota moet worden genomen, dat de etiketten van de objectglazen zich aan de linkerzijde bevinden. De rijen zijn van bovenaf, de bedoelde coupes van linksaf geteld.

embryo. In iedere kieuwboog vindt men een arterieel vat, dat direct of indirect uitmondt in de dorsale aorta. Ventraal hangen alle kieuwarteriën samen. Iedere kieuwboog wordt door takken van een hersenzenuw geïnnerveerd. Het gebied, dat een kieuwboog inneemt, wordt aan één (de caudale) of beide zijden begrensd door een spleetvormige uitbreiding van het darmlumen (inwendige kieuwzakjes).

2. Onder de naam *inwendig kieuwzakje* verstaan wij de spleetvormige uitbreiding van het darmlumen, die ten minste aan één kieuwboog grenst. Evenzoo onder de naam *uitwendig kieuwzakje* de spleet, die tenminste aan ééne zijde (en dan caudaal) een uitwendig zichtbare kieuwboog begrenst.

AFKORTINGEN.

De telkens terugkeerende namen als kieuwboog, kieuwzakje enz. zullen voor het gemak door afkortingen vervangen worden, speciaal in de tekst rond de afbeeldingen van de wasmodellen en de microfoto's.

kieuwboog	kbg. I–kbg. II enz.
inwendige kieuwzakjes	kwz. 1–kwz. 2. enz.
uitwendige kieuwzakjes	kwz. 1′–kwz. 2′. enz.
caudale complex	cd. co.
kieuwarterie	ka. 1.–ka. 2. enz.
processus maxillaris	proc. max.
spleet tusschen proc. max. en processus mandibularis wordt afgekort als	m. spl.
sinus praecervicalis	si. prc.
tractus praecervicalis	tct. prc.
vesicula praecervicalis	ves. prc.
dorsale aorta	do. ao.
bulbus arteriosus	bulb. art.
truncus arteriosus	tr. art.
mediane schildklieraanleg	m. sch.kl.a.
ultimobranchiale lichaampje	ubr. l.
centrale kanaal	ce. ka.
bouton central	bo. ce.
thymus	thm.
glandula parathyreoidea afkomstig van kwz. 3	gl. pth. 3.
glandula parathyreoidea afkomstig van kwz. 4	gl. pth. 4.

Terwille van een goede orienteering in onze afbeeldingen gebruiken wij de volgende afkortingen:

Craniaal	CR.
Caudaal	CA.
Dorsaal	DO.
Ventraal	VE.

DEEL I.

DE KIEUWDARM.

Embryo OO.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 5 mm.
Reconstructienummer I.
Microfoto's 1 t/m. 4.

Beschrijving van de wasmodellen.

De afbeeldingen Ia—Ib en Ic hebben betrekking op hetzelfde wasmodel, n.l. een eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.

In Fig. Ia, waarin wij deze reconstructie van lateraal bezien, onderscheiden wij onmiddellijk kop, hartbult en rug. Vervolgen wij van ventraal naar dorsaal de omtrek van de hartbult, dan zien wij hoe de open ruimte tusschen de sterk geflecteerde kop en de hartbult naar dorsaal afgesloten wordt door een boogvormige prominentie en hoe een eerste

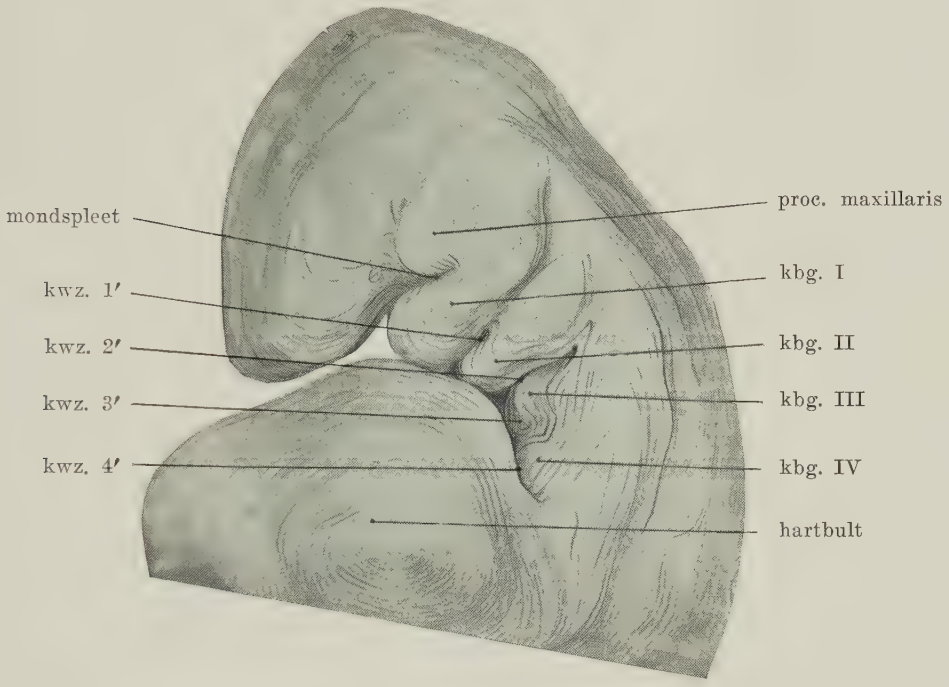


Fig. Ia.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
33 × ware grootte.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Van lateraal gezien.

groeve deze prominentie eenerzijds afgrenst van de kop, anderzijds een tweede groeve haar afgrenst van de omtrek van de hartbult. Deze prominentie is de eerste kieuwboog of mandibulairboog. De groeve, die haar scheidt van de kop, is de primitieve mondspleet. Craniaal van het meest dorsale deel hiervan ontwikkelt zich uit de kop een nog weinig omvangrijke prominentie, de processus maxillaris. Wanneer

wij de groeve tusschen mandibulairboog en hartbult naar dorsaal verder vervolgen, merken wij de aanwezigheid van een drietal andere prominenties op, die door loodrecht op de lichaamsas staande groeven onderling afgegrensd zijn. De meest craniale hiervan, dus die prominentie, die in caudodorsale richting volgt op de eerste kieuwboog, is de hyoidboog (kbg. II), de twee resteerende kieuwbogen zijn kbg. III en kbg. IV. De groeve tusschen mandidulairboog en hyoidboog noemen wij kwz. 1′. Die tusschen de hyoidboog en kbg. III kwz. 2′ enzoovoort. Wanneer wij nader de grootte van deze kieuwbogen beschouwen, merken wij op hoe kbg. III en kbg. IV vergeleken bij kbg. I en kbg. II niet alleen veel kleiner, doch ook dieper gelegen zijn, dat wil dus zeggen, dat zij veel minder ver naar lateraal promineeren. Men kan dan ook zeggen, dat zij in een driehoekig ingezonken veld gelegen zijn, dat in de caudale rand van de hyoidboog, de dorsale begrenzing van de hartbult en de rug zijne grenzen bezit. De bodem van dit driehoekige veld bestaat dus van craniaal naar caudaal achtereenvolgens uit kwz. 2′, kbg. III, kwz. 3′, kbg. IV en kwz. 4′. Dit driehoekige veld noemen ook wij: sinus praecervicalis.

In hoofdstuk I § 3 zagen wij, hoe althans volgens de gangbare opvattingen, dit gebied — de sinus praecervicalis — door de sterk uitgroeiende caudale rand van de hyoidboog, het zoogenaamde operculum, later aan ons oog onttrokken gaat worden.

Keeren wij thans dit wasmodel om en bezien wij de mediale zijde in Fig. Ib.

Wederom onderscheiden wij kop, hartbult en rug. In kop en rug bevindt zich het op dit stadium nog weinig gedifferentieerde lumen van het centrale zenuwstelsel met de oogaanleg. Juist zooals wij aan de lichaamsoppervlakte zagen, wordt de open ruimte tusschen kop en hartbult naar dorsaal afgesloten door een boogvormige prominentie en

wel de voortzetting van dezelfde prominentie, die wij uitwendig reeds waarnamen: de eerste kieuwboog, Wij zien hoe aldus de spleet tusschen kop en hartbult zich sluit tot een licht naar dorsaal gekromd kanaal. De ventrolaterale wand hiervan is opgebouwd uit een aantal golven en dalen, die aan dit deel van de darm een bijzonder aspect verleenen. Waar wij de meest ventraal gelegen „golf" reeds als de

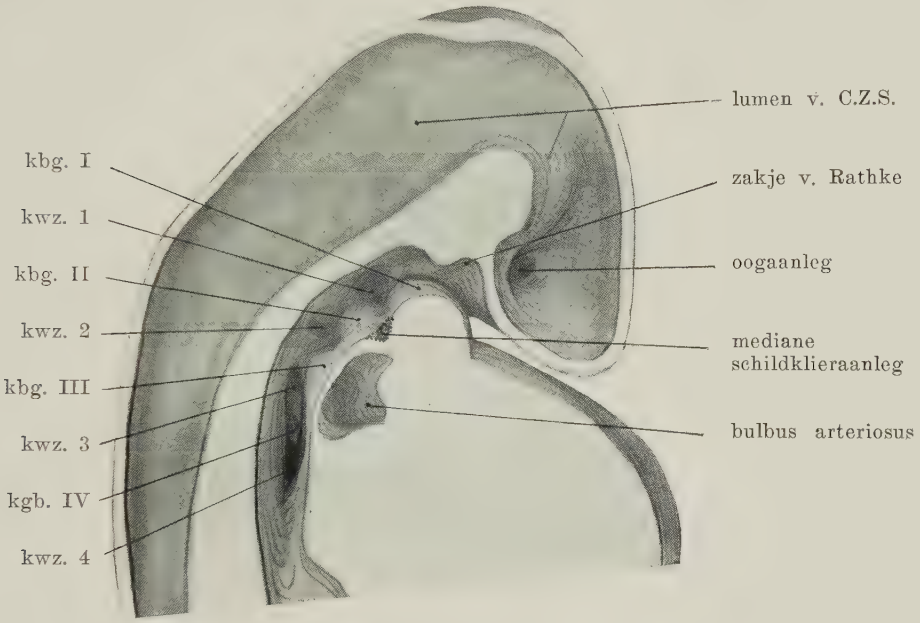


Fig. Ib.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
33 × ware grootte.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Gezien van mediaal.

eerste kieuwboog identificeerden, kost het ons weinig moeite te begrijpen hoe de andere golven niets anders zijn, dan dezelfde kieuwbogen, die wij reeds aan het lichaamsoppervlak waarnamen.

Gezien de aanwezigheid van deze kieuwbogen noemen wij voortaan dit deel van de darm kieuwdarm.

Van de processus maxillaris is niets te bemerken, wat

trouwens ook begrijpelijk is, wanneer wij het feit in aanmerking nemen, dat zij zich uit het weefsel van de kop ontwikkelt. Waar wij voor een kieuwboog o.a. de aanwezigheid aan het darmoppervlak vereischten, kan men de processus maxillaris niet tot de kieuwbogen rekenen.

De tusschen deze kieuwbogen in gelegen dalen, die zich vooral naar lateraal ver voortzetten, zijn de inwendige kieuwzakjes. In onze inleiding wezen wij er op, dat er bij de zoogdieren als regel geen open kieuwspleten voorkomen. Zoo staan dan ook in deze reconstructie de inwendige kieuwzakjes niet in open samenhang met de overeenkomstige uitwendige kieuwzakjes. Een dunne membraan scheidt kwz. 1 van kwz. 1′ enzoovoort. Wanneer wij met een gloeiende naald vanuit kwz. 1 naar buiten steken, komen wij in kwz. 1′ terecht. Voor de overige kieuwzakjes geldt hetzelfde.

Wij kunnen dus nu reeds het feit vastleggen, dat in- en uitwendige kieuwzakjes in topografische zin met elkaar correspondeeren.

Nu wij aan de hand van Fig. Ib de algemeene vormverhoudingen eenigszins hebben leeren kennen, is het zaak de kieuwdarm eens nader te beschouwen, waartoe deze in Fig. Ic sterk vergroot is weergegeven.

Duidelijk tellen wij in Fig. Ic in de naar dorsaal gekromde kieuwdarm een viertal kieuwbogen met de tusschen deze in gelegen inwendige kieuwzakjes. Toch valt het ons op, dat de vierde kieuwboog nog maar zwak ontwikkeld is, zoodat het derde en vierde inwendige kieuwzakje via een gemeenschappelijk kanaal samenhangen met het lumen van de kieuwdarm. Dit kanaal noemen wij ductus pharyngobranchialis communis (3 + 4). Bij de bespreking van de in Fig. Id—Ie en If afgebeelde reconstructies zal hierop nader worden gewezen.

Wat het ontstaan van deze vierde kieuwboog betreft, moeten wij ons voorstellen, dat er bij een jonger embryo,

waar nog geen kbg. IV aanwezig is, het lumen van de kieuwdarm aboraal van de derde kieuwboog samenhangt met een ventrolateraal gelegen ruimte (kwz. 3). Wanneer nu de vierde kieuwboog zich gaat ontwikkelen, splitst deze de genoemde ruimte in twee aparte ruimten, die wij dan resp. kwz. 3 en kwz. 4 noemen. Gedurende eenige tijd zullen zij via een gemeenschappelijke opening met het kieuwdarm-

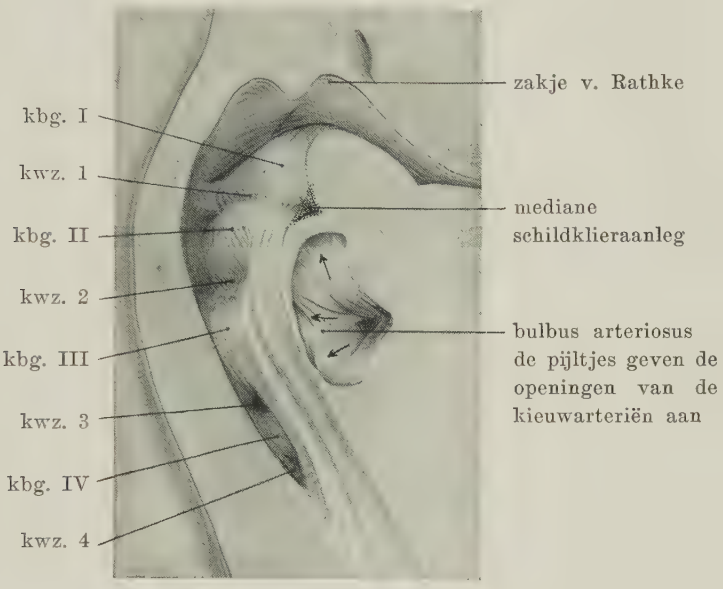


Fig. Ic.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
50 × ware grootte.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Van mediaal gezien, de kieuwdarm is vergroot weergegeven.

lumen samenhangen. Wanneer de vierde kieuwboog evenwel in omvang gaat toenemen, waardoor hij verder in het kieuwdarmlumen gaat promineeren, verliezen genoemde kieuwzakjes hun gemeenschappelijke samenhang met het lumen van de kieuwdarm en monden zij ieder afzonderlijk in de darm uit.

Eenzelfde proces herhaalt zich bij oudere embryonen, wanneer in de ruimte aboraal van kbg. IV (kwz. 4) weder-

om een prominentie gaat ontstaan, waardoor deze ruimte dan ook weer gesplitst wordt in een vierde en vijfde inwendige kieuwzakje. Het verschil is evenwel, dat in het laatste geval deze prominentie slechts een rudimentair karakter bezit, waardoor de gemeenschappelijke samenhang — ductus pharyngobranchialis communis (4 + 5) — blijft bestaan.

Tevens blijkt uit deze afbeelding duidelijk, dat naarmate de kieuwbogen het mediaanvlak naderen, hun relief in het oppervlak van de kieuwdarm afneemt, zoodat het mediaan gelegen bodemgebied van de kieuwdarm eigenlijk vlak is. Terecht onderscheidt men dit dan ook van het laterale gebied als de area interbranchialis. Alleen de prominenties van kbg. I en kbg. II zijn ook in het mediaanvlak zichtbaar. Men zie daartoe de microfoto's no. 1 en 2, die juist een mediaan gelegen coupe weergeven. In het verlengde van kwz. 1 is in het mediaanvlak — in de area interbranchialis dus — een klein putje gelegen, dat gepuncteerd is aangegeven. Ofschoon deze reconstructie ons verder omtrent dit putje geen bijzonderheden leeren kan (men zie daartoe de microfoto's no. 1 en 2), kunnen wij reeds vaststellen, dat dit de mediane schildklieraanleg moet zijn.

In overeenstemming met wat de literatuur ons leerde, is er van een tuberculum thyreoideum of tuberculum impar op dit stadium niets meer te bespeuren. De mediane schildklieraanleg bevindt zich bij een embryo van deze grootte al in het stadium, waarin hij van zulk een tuberculum naar aboraal is afgegleden, waardoor hij in het bereik van de tweede kieuwboog is komen te liggen. Ook het tuberculum zelf is op dit stadium reeds verdwenen.

Vervolgens merken wij in het weefsel van de hartbult, ventraal van de kieuwdarm, een groote holte op, die (men zie daartoe de microfoto's no. 1 en 2) een groot vat is — de bulbus arteriosus — van waaruit de kieuwarteriën in het weefsel van de kieuwbogen naar de dorsale aorta verloopen.

De wand van deze bulb. art. grenst onmiddellijk aan de mediane schildklieraanleg, een feit, dat wij goed in onze herinnering moeten houden, als straks bij grootere embryonen dit nauwe contact, ondanks beider verplaatsing, gehandhaafd blijft.

Tenslotte zien wij, hoe in het dak van de kieuwdarm het zakje van R a t h k e bezig is zich te ontwikkelen. Zooals bekend, zal hieruit, na versmelting met een deel afkomstig van de hersenen, de hypophyse ontstaan.

Ofschoon Fig. Ic ons reeds veel leerde omtrent het bijzonder aspect van de kieuwdarm, zoo verdient het toch aanbeveling de vorm van het lumen en zijn uitstulpingen eens nader onder de oogen te zien. Daartoe werd dan ook deze ruimte massief gereconstrueerd en zoo zien wij in Fig. Id deze ruimte van lateraal.

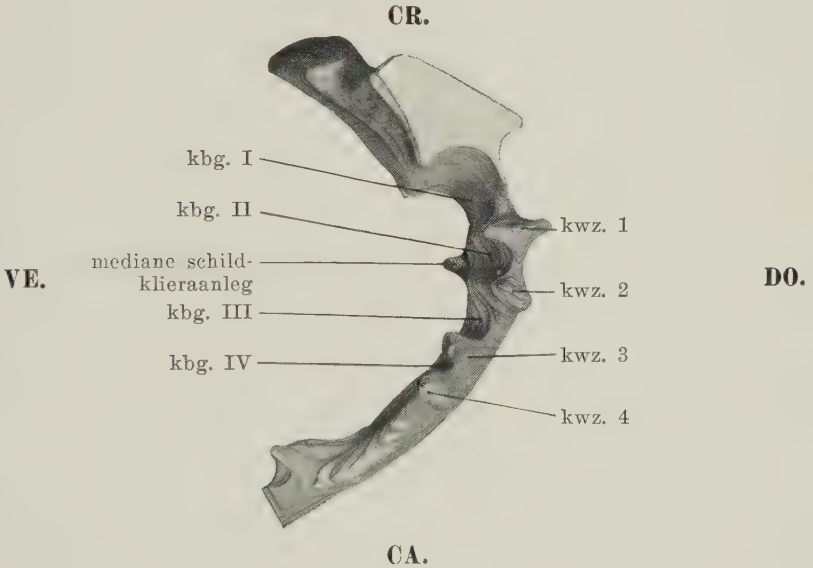


Fig. Id.
Eenzijdige reconstructie van het lumen van de kieuwdarm en zijne uitstulpingen.
33 × ware grootte.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Van lateraal gezien.

Ter plaatse waar de kieuwbogen in het darmlumen promineeren is het lumen van de kieuwdarm uiteraard smal, terwijl het zich juist naar lateraal — d. i. in de afbeelding naar voren — uitbreidt op de plaatsen, waar de inwendige kieuwzakjes gelegen zijn.

Duidelijk komt de geringe omvang van de vierde kieuwboog in deze afbeelding tot uiting. Voorts leeren wij uit deze afbeelding, hoe de afstand van de inwendige kieuwzakjes ten opzichte van het mediaanvlak, van craniaal naar caudaal afneemt, een feit waarop wij in onze inleiding reeds wezen.

Tenslotte zien wij hoe inderdaad bij een embryo van deze grootte de mediane schildklieraanleg reeds in het bereik van de tweede kieuwboog is komen te liggen. Geheel caudaal bemerken wij nog juist de splitsing van de kieuwdarm in lucht- en spijsweg.

Aangezien ons de vorm van het derde en vierde inwendige kieuwzakje bijzonder interesseert, werd het caudale deel van de kieuwdarm in een tweetal reconstructies Ie en If vastgelegd.

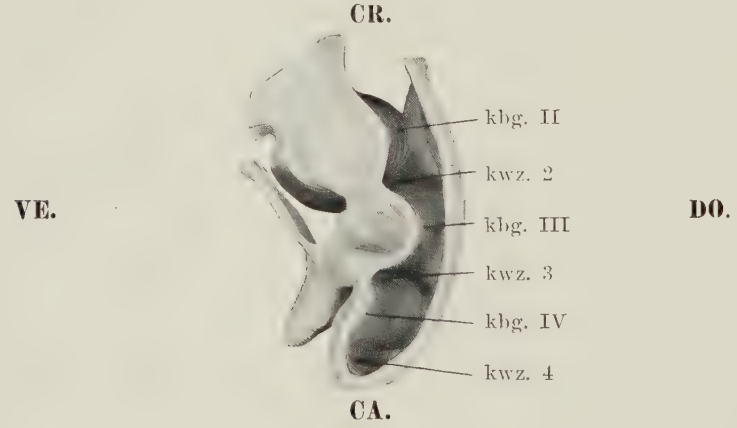


Fig. Ie.
Eenzijdige reconstructie van het caudale deel van de kieuwdarm.
66 × ware grootte.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Van mediaal gezien.

Zoo zien wij dan in Fig. Ie een reconstructie van de wand van het caudale deel van de kieuwdarm. Thans valt ons wel heel duidelijk de nog geringe omvang van de vierde kieuwboog op, vergeleken bij kbg. II en kbg. III.

Minder duidelijk is het feit, dat kwz. 3 en kwz. 4 via een ductus pharyngobranchialis communis (3 + 4) met het lumen van de kieuwdarm samenhangen. Daarom werd het lumen van dit caudale kieuwdarmdeel, dat dus „past" in deze reconstructie, eveneens gereconstrueerd, waarvan Fig. If een afbeelding geeft.

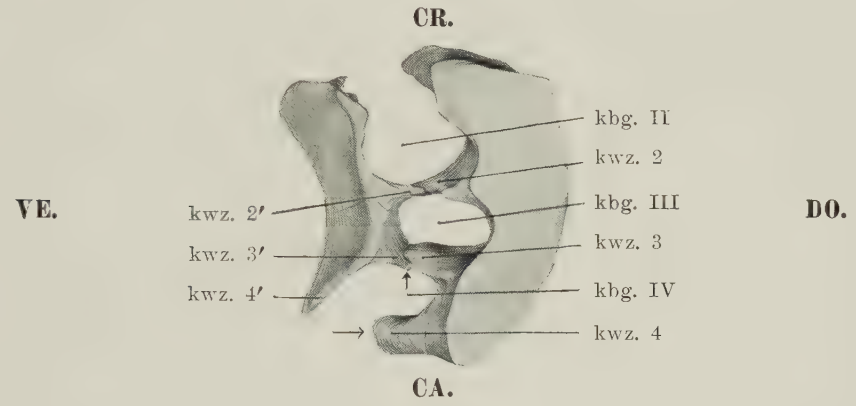


Fig. If.
Eenzijdige reconstructie van het lumen van de kieuwdarm en zijn uitstulpingen. Tevens ziet men een afgietsel van een deel van het oppervlakte relief.
66 × ware grootte.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Van mediaal gezien.

Niet alleen het lumen van de kieuwdarm wordt in de Fig. If weergegeven, doch ook een afgietsel van het driehoekige veld, dat wij in onze eerste afbeelding leerden kennen aan het lichaamsoppervlak, waarvan wij toen vaststelden, dat het van craniaal naar caudaal achtereenvolgens bestond uit: kwz. 2′, kbg. III, kwz. 3′, kbg. IV en kwz. 4′ (sinus praecervicalis).

Precies zooals dit bij de massieve lumenreconstructie van de kieuwdarm het geval is, zien wij eveneens hoe de prominenties van de kieuwbogen aan het afgietsel van dit driehoekige veld een typisch relief geven, waardoor de uitwendige kieuwzakjes als kamvormige deelen van dit relief duidelijk naar voren komen. Zoo is dan ook deze afbeelding in staat om ons te doen begrijpen, dat dezelfde kieuwboog III, die aan de darmzijde door kwz. 2 en kwz. 3 begrensd wordt, aan de lichaamsoppervlakte door kwz. 2′ en kwz. 3′ begrensd wordt. Dan pas wordt het ons duidelijk, dat inwendige en uitwendige kieuwzakjes in topografische zin „correspondeeren", ofschoon een dunne membraan open samenhang belet.

Tenslotte toont deze afbeelding ons wederom de op dit stadium nog geringe omvang van kbg. IV en de daardoor veroorzaakte gemeenschappelijke uitmonding van kwz. 3 en kwz. 4 via de ductus pharyngobranchialis communis (3 + 4).

Zooals reeds beschreven werd, herhaalt zich dit proces bij de ruimte, die wij in dit stadium als kwz. 4 onderscheiden.

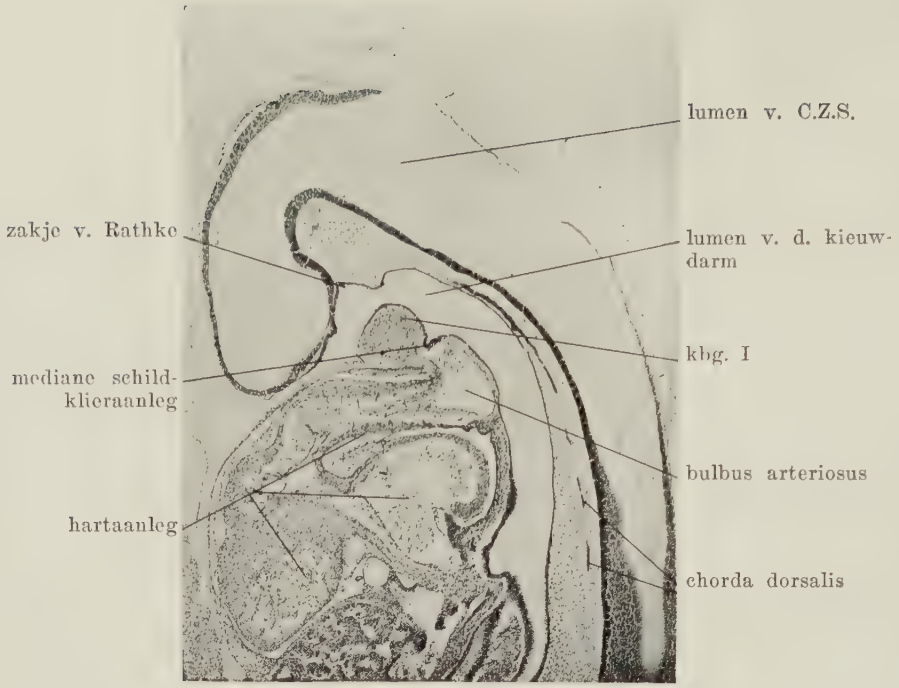
In de richting zooals de horizontale pijl die in de afbeelding aangeeft, gaat er een kieuwboog (?) promineeren in kwz. 4, waardoor deze ruimte in tweeën gesplitst wordt. Men zie daartoe de afbeeldingen betreffende embryo C. De plompe vorm van kwz. 4 — vergeleken bij kwz. 2 en en kwz. 3 — geeft ons in dit verband reeds een vingerwijzing.

Nu wij aan de hand van een aantal reconstructies de vormverhoudingen van het kieuwspletengebied vastgelegd hebben, resten ons nog twee vragen:

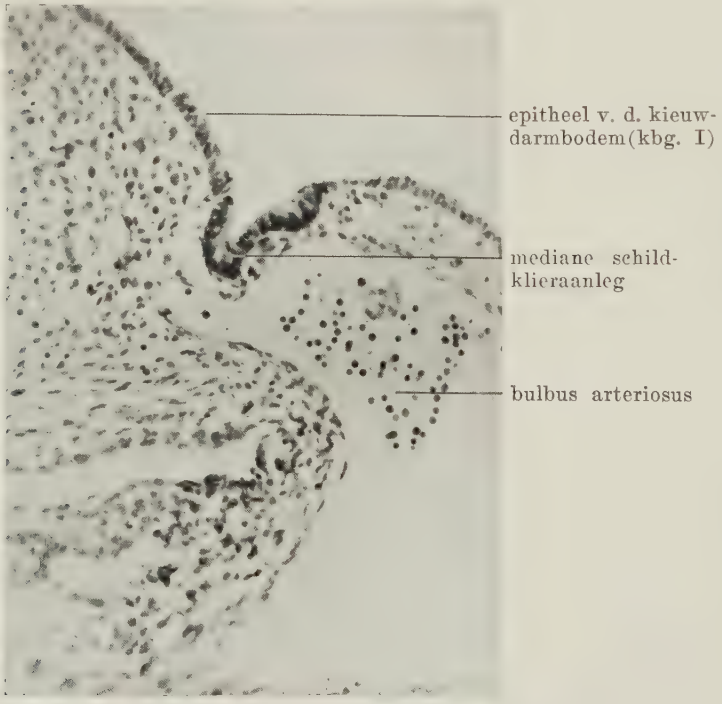
n.l. hoe is de histologische bouw van de kieuwdarm en ten tweede hoe is deze voor die deelen van de kieuw-

darm, die onze bijzondere belangstelling hebben, n.l. de mediane schildklieraanleg en de wand van kwz. 3 en kwz. 4?

Voor hetgeen de mediane schildklieraanleg en de kieuwdarm betreft, geven ons de microfoto's 1 en 2 een antwoord.



Microfoto no. 1. Mediane coupe, overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Glas 4: onderste rij — 11de coupe van links.



Microfoto no. 2. Mediane coupe, mediane schildklieraanleg en bulbus arteriosus.
Vergrooting 200 ×.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Glas 4: onderste rij — 11de coupe van links.

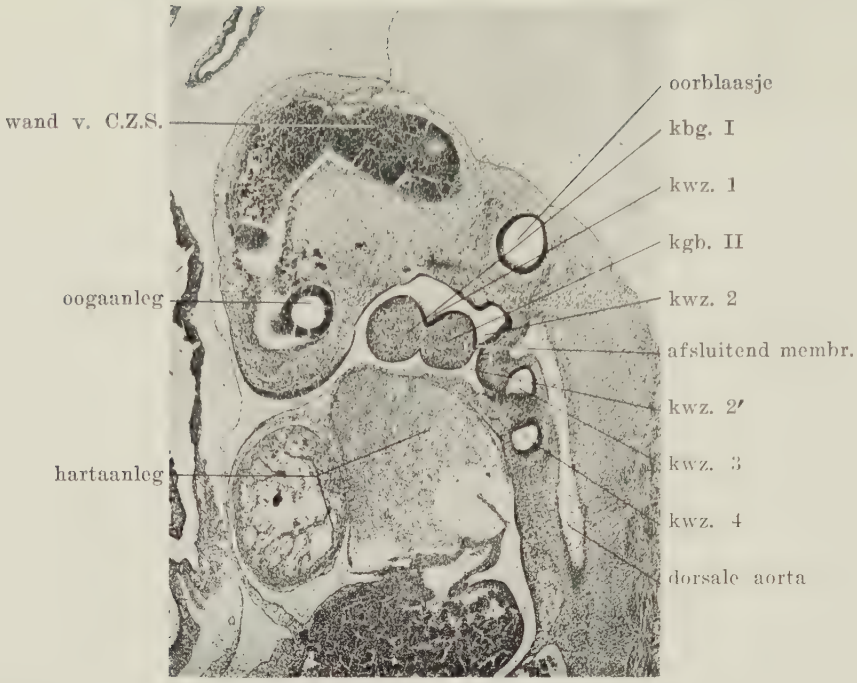
Beschrijving van dé microfoto's no. 1 t/m. 4 behoorende bij embryo OO.

MICROFOTO No. 1.

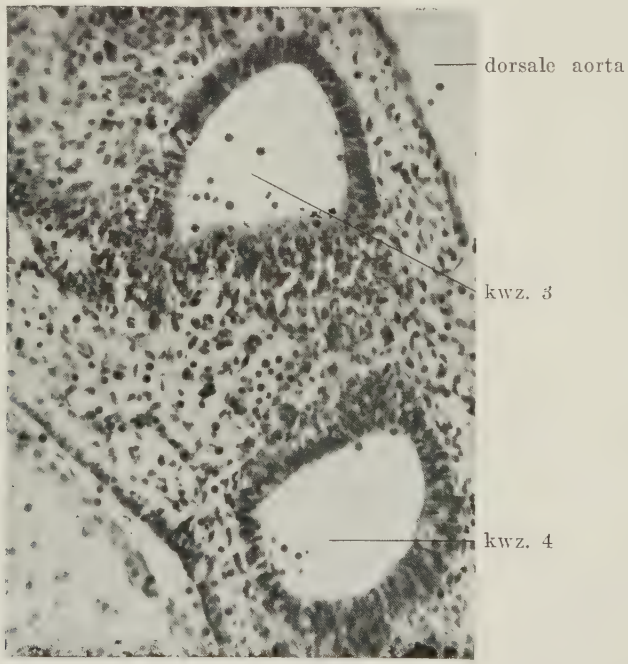
In deze mediane coupe herkennen wij het centrale zenuwstelsel, de chorda dorsalis, de hartbult en de darmholte. In het dak van het voorste deel van deze laatste is het zakje van Rathke even aangeduid, terwijl in de ventrale wand aboraal van de eerste kieuwboog een putje de plaats van de mediane schildklieraanleg aangeeft, die onmiddellijk tegen de bulbus arteriosus aanligt.

MICROFOTO No. 2.

Het cubische epitheel van de bodem van de kieuwdarm krijgt in de putvormige inzinking een meer cylindrische vorm, de kernen zijn basaal gelegen, zoodat de naar het lumen gekeerde zijde van de epitheelcellen kernarm is. De afgrenzing ten opzichte van het mesenchym is zeer scherp.



Microfoto no. 3. Lateraal gelegen coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Glas 4: bovenste rij — 5de coupe van links.



Microfoto no. 4. Lateraal gelegen coupe. Derde en vierde inwendige kieuwzakje.
Vergrooting 200 ×.
Embryo OO. Ovis Aries. Kopstuitlengte 5 mm.
Glas 4: bovenste rij — 5de coupe van links.

Omtrent de histologische structuur van de wand van het derde en vierde inwendige kieuwzakje lichten ons de twee volgende microfoto's nó. 3 en 4 in.

MICROFOTO No. 3.

De hierin weergegeven paramediane coupe gaat juist door het derde en vierde inwendige kieuwzakje, die in dit vlak niet meer met het kieuwdarmlumen communiceeren. Een dunne membraan scheidt kwz. 2 van kwz. 2′.

MICROFOTO No. 4.

De kernen van de cellen, die de wand van het derde en vierde inwendige kieuwzakje opbouwen, liggen gelijkmatig verspreid, zoodat er niet, zooals bij de mediane schildklieraanleg het geval was, een naar het lumen gekeerde kernarme zône aanwezig is. Ten opzichte van het mesenchym is er van een duidelijke afgrenzing geen sprake, kleine epitheeluitloopers dringen het mesenchym binnen.

Het is lastig een duidelijk onderscheid te maken tusschen de cellen van kwz. 4 en die van de mediane schildklieraanleg.

Nu wij aan het einde gekomen zijn van de bespreking van de diverse reconstructies en microfoto's dit embryo OO betreffende, verdient het aanbeveling een korte samenvatting te geven. Bij de bespreking van de volgende embryonen, kan deze samenvatting als schema van bespreking dienst doen.

Samenvatting van de bespreking van embryo OO.

I. **Aan het lichaamsoppervlak.**

Een viertal *kieuwbogen* is aanwezig met eenzelfde aantal *uitwendige kieuwzakjes*. De *processus maxillaris* is nog slechts zwak ontwikkeld.

II. **Inwendig aspect.**

A. In het lumen van de kieuwdarm promineeren een viertal *kieuwbogen,* waarvan de vierde nog maar zwak ontwikkeld is.

B. Een viertal *inwendige kieuwzakjes* is aanwezig. De weinig ontwikkelde vierde kieuwboog is oorzaak, dat kwz. 3 en kwz. 4 via een gemeenschappelijke opening, de ductus pharyngobranchialis communis (3 + 4), met het lumen van de kieuwdarm communiceeren.

C. *Inwendige* en *uitwendige kieuwzakjes* staan niet met elkaar in open samenhang.

D. Iets aboraal van het niveau van kwz. 1 ligt de *mediane schildklieraanleg* mediaan in de area interbranchialis als een putvormige inzinking van de kieuwdarmbodem.

E. De *epitheelwand* van de *mediane schildklieraanleg* bestaat uit één laag van cylindervormige epitheelcellen, waarvan de kernen basaal geplaatst zijn, zoodat de naar het kieuwdarmlumen gekeerde zijde van de cellen kernarm is.

F. De *epitheelwand* van *kwz. 3* en *kwz. 4* bestaat uit verschillende lagen epitheelcellen, waarvan de kernen in de geheele dikte der epitheellaag verspreid liggen.

G. Er is *geen* duidelijk zichtbaar *onderscheid* tusschen de cellen van de *m. sch. kl. a.* en die van de wand van *kwz. 4.*

H. *Vaten* en *zenuwen* van het kieuwspletengebied. (De bespreking van dit punt te beginnen bij embryo C.).

Embryo C.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 7 mm.
Reconstructienummer II.
Microfoto's 5 t/m. 8.

Evenals bij onze bespreking van embryo OO, zullen wij ook bij dit embryo C beginnen met een wasmodel te bekijken, waarin de craniale lichaamshelft éénzijdig wordt weergegeven. Beginnen wij dan met dit wasmodel van lateraal te bezien in Fig. IIa.

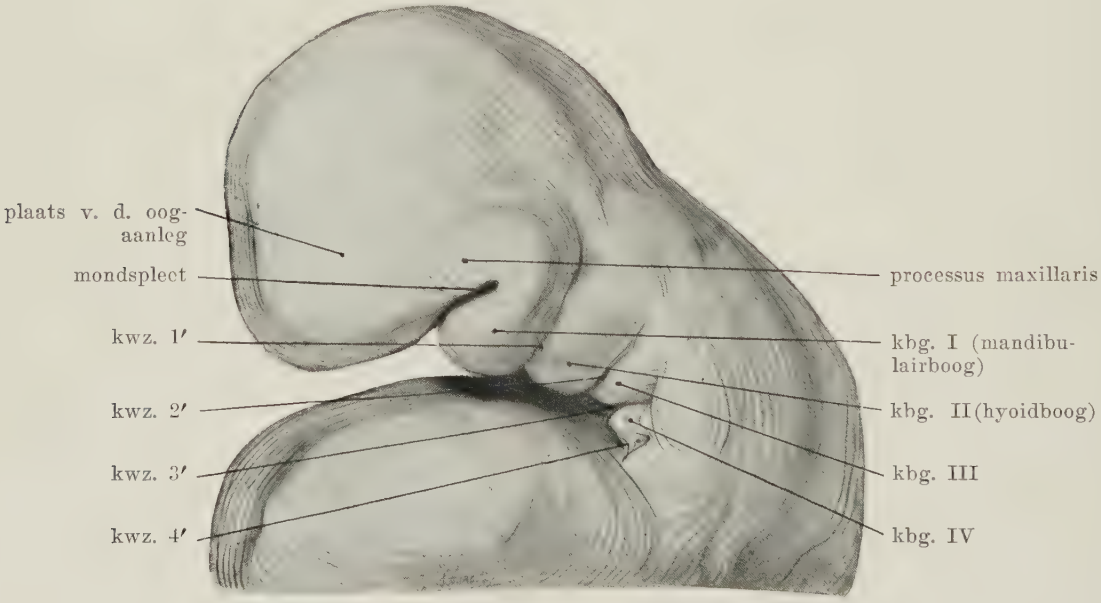


Fig. IIa.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
33 × ware grootte.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Gezien van lateraal.

I. Aan het lichaamsoppervlak.

Wij doen daarbij het beste Fig. Ia ter vergelijking te raadplegen. Wij zien hoe er, voor zoover het de uitwendig zichtbare elementen van het kieuwspletengebied betreft, geen qualitatieve veranderingen zijn opgetreden. Er is dan ook wederom een viertal kieuwbogen aanwezig, waarvan de twee craniale (mandibulair- en hyoidboog) veel omvangrijker zijn dan de twee caudale (kbg. III en kbg. IV) en vier uitwendige kieuwzakjes. Voor wat de overige deelen van dit wasmodel betreft, valt ons op hoe, vergeleken bij het embryo van 5 mm. (zie Fig. Ia), de processus maxillaris in omvang is toegenomen. Gaan wij nu over tot het beschouwen van het mediaan, inwendig aspect van dit wasmodel in Fig. IIb.

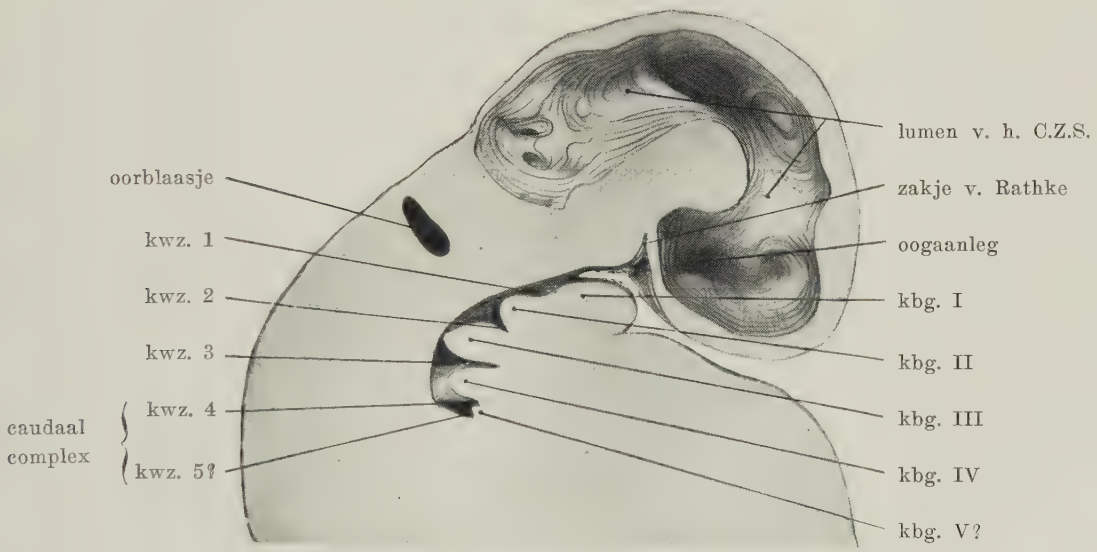


Fig. IIb.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
33 × ware grootte.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Gezien vanuit een vlak evenwijdig aan het mediaanvlak.

Direct valt ons dan op hoe, vergeleken met de overeenkomstige Fig. Ib van embryo OO, het lumen van de kieuwdarm sterk in dorsoventrale richting is afgeplat. Deze afplatting noodzaakte ons dit wasmodel niet geheel tot in het mediane vlak te voltooien, wilde men tenminste nog eenigszins een indruk verkrijgen omtrent de vormverhoudingen in de kieuwdarm. Wanneer wij dit weten, worden ons de aanwezigheid van het oorblaasje en het feit, dat alleen in de kop het lumen van het centrale zenuwstelsel aanwezig is, duidelijk.

In het dak van de kieuwdarm bemerken wij het zakje van R a t h k e.

Gaan wij thans aan de hand van het schema, dat wij aan het einde van bespreking van embryo OO opstelden, Fig. Ib nader bekijken.

II. **Inwendig aspect.**

A. *Kieuwbogen.*

In het in dorsoventrale richting sterk afgeplatte lumen van de kieuwdarm zien wij wederom een viertal kieuwbogen promineeren.

Ofschoon wij bij embryo OO nog moesten vaststellen, dat de vierde kieuwboog nog niet tot volle ontwikkeling was gekomen, zien wij in deze afbeelding hoe dit thans wel het geval is. Dat dit inderdaad zoo is, zal ons straks Fig. IIc leeren, want de Fig. Ib en Ic zijn, gezien het feit dat de daarin afgebeelde reconstructie volledig ééne zijde van de craniale lichaamshelft weergaf, moeilijk te vergelijken met Fig. IIb, die een onvolledige eenzijdige reconstructie voorstelt.

B. *Inwendige kieuwzakjes.*

Wat de inwendige kieuwzakjes betreft, tellen wij er een viertal. Kwz. 1 is in dit vlak weinig duidelijk, doch wanneer wij ons de regel herinneren, dat het meest craniaal gelegen inwendige kieuwzakje zich het verst naar lateraal voortzet, wordt ons dit begrijpelijk.

De ductus pharyngobranchialis communis (3 + 4), zooals wij die bij embryo OO nog aantroffen, is bij dit embryo verdwenen, doordat kbg. IV zijn volle ontwikkeling bereikt heeft. Ieder afzonderlijk hangen kwz. 3 en kwz. 4 thans met het lumen van de kieuwdarm samen.

Doch nu valt ons iets anders op en wel iets dat wij in onze bespreking van de ductus pharyngobranchialis communis (3 + 4) reeds voorspelden.

In Fig. If gaven wij reeds met een pijl de plaats aan, waar wij thans in deze Fig. IIb iets vreemds zien gebeuren. Bezat kwz. 4 in Fig. If nog een plompe vorm, in deze afbeelding zien wij hoe de ventrale wand van dit vierde inwendige kieuwzakje iets naar binnen wordt gedrongen, zoodat het ventrale deel van de oorspronkelijke ruimte in een orale en een aborale étage gesplitst wordt, die naar dorsaal via een breed gemeenschappelijk kanaal met het lumen van de kieuwdarm samenhangen (zie ook Fig. IIc en IId). Met het constateeren van dit feit moeten wij ons de vraag stellen: is de prominentie, die vanuit ventraal kwz. 4 binnendringt, een kieuwboog? Indien wij hierop bevestigend kunnen antwoorden, zijn wij verplicht deze orale en aborale étage van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje voortaan kwz. 4 (in engere zin) en kwz. 5 te noemen.

Ofschoon pas de bestudeering van grootere embryonen ons op deze vraag een antwoord geven kan, willen wij op deze plaats alvast de lezer in het kort datgene wat het literatuuronderzoek ons leerde in de herinnering brengen. Wij leerden daaruit, hoe eenerzijds een groep onderzoekers

de aborale étage slechts wilde zien als een divertikel — een aanhangsel dus van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje —, maar hoe anderzijds andere onderzoekers deze aborale étage als een volkomen zelfstandig vijfde inwendig kieuwzakje beschouwden, doordat zij, min of meer volledig, van het stukje weefsel gelegen tusschen beide étages van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje, het kieuwboogkarakter poogden te bewijzen met de aanwezigheid van een arterieel vat (als onderdeel van het kieuwarteriestelsel) en van een hersenzenuw. Het is bij de laatste gedachtengang, dat wij ons zullen aansluiten; pas wanneer deze weg negatieve resultaten oplevert, zijn wij gedwongen tot de zienswijze van de eerst genoemde groep van onderzoekers.

In onze Fig. IIb worden dan ook reeds resp. de orale en de aborale étage met kwz. 4 en kwz. 5? aangeduid, terwijl het stukje weefsel tusschen kwz. 4 en kwz. 5? met kbg. V? aangegeven wordt.

Ons literatuuronderzoek leerde ons voorts, hoe T a n d l e r in 1909 voor kwz. 4 + kwz. 5? de naam van „caudaal complex" voorstelde zonder dat hij zich daarmede wilde vastleggen omtrent de vraag of er een vijfde inwendige kieuwzakje aanwezig was. Ook wij willen deze naam gebruiken en vermelden hem dan ook naast de andere namen in onze afbeeldingen. Later zullen wij zien, dat dit niet zonder reden is.

C. *Inwendige en uitwendige kieuwzakjes.*

Ofschoon dit in deze afbeelding niet te constateeren valt, bleken kwz. 2 en kwz. 2' in open samenhang te verkeeren. Dit was niet te wijten aan een fout bij onze reconstructie, want nog verschillende malen zullen wij op reconstructies kunnen wijzen, waar dit eveneens het geval is. Bovendien leerde een nader nauwkeurig onderzoek van ons embryologisch materiaal, hoe in verschil-

lende seriën een afsluitende membraan tusschen kwz. 2 en kwz. 2' afwezig was. De gave epitheellaag wees het aanvankelijke vermoeden, dat wij de afwezigheid van zulk een membraan als een artefact moesten beschouwen, absoluut van de hand. Aldus is de vraag gewettigd, of wellicht de tweede kieuwspleet bij schapenembryonen als regel open is. (Vraagstelling III).

In Fig. IIc — een wandreconstructie van het caudale

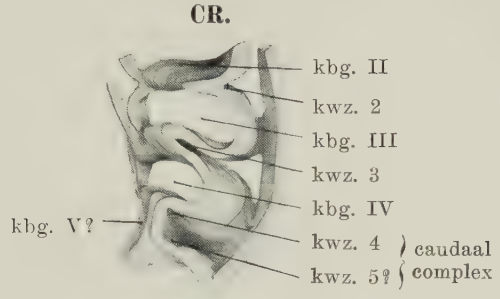


Fig. IIc.
Eenzijdige reconstructie van de wand van het caudale deel van de kieuwdarm.
66 × ware grootte.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Van mediaal gezien.

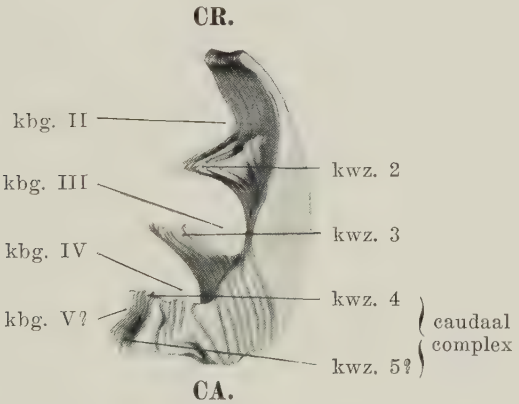


Fig. IId.
Eenzijdige reconstructie van het lumen van de kieuwdarm en zijne uitstulpingen.
66 × ware grootte.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Van mediaal gezien.

deel van de kieuwdarm — en in Fig. IId — een lumenreconstructie van het caudale deel van de kieuwdarm (welke laatste reconstructie dus „past" in de eerste) — zien wij sterk vergroot nogmaals het onder punt B zoo juist besprokene, weergegeven. Gezien de ampele bespreking van dit punt bij Fig. IIb, volstaan wij hier met te verwijzen naar de tekst rond de afbeeldingen.

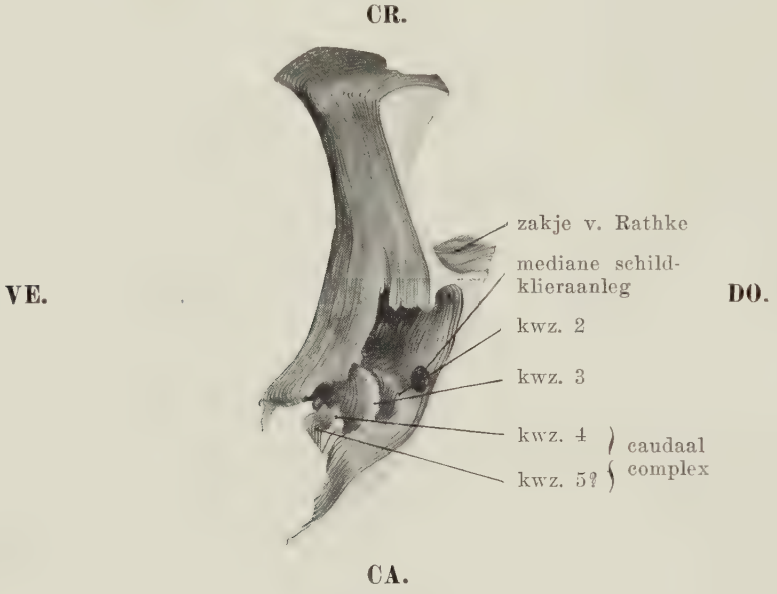
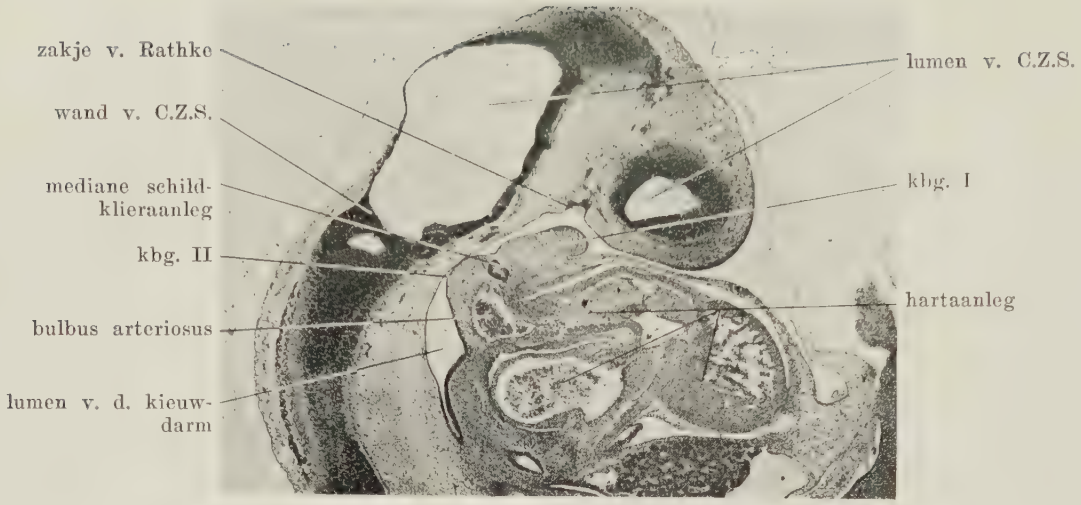


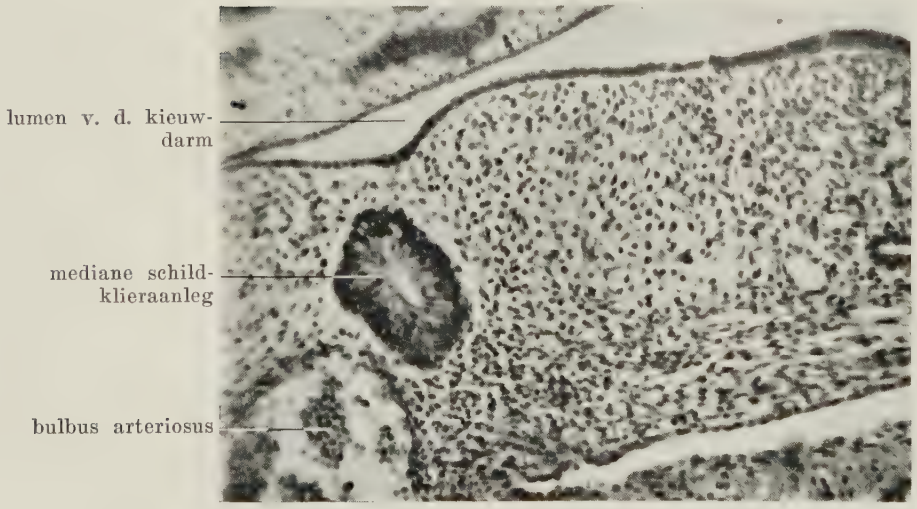
Fig. IIe.
Eenzijdige reconstructie van het lumen van de kieuwdarm en zijne uitstulpingen.
33 × ware grootte.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Van mediaal gezien.

D. Voor punt D. van ons schema — n.l. het lot van de mediane schildklieranleg — moeten wij overgaan tot Fig. IIe. Terloops willen wij er even op wijzen hoe de zoo juist besproken vormverandering van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje zich hier duidelijk manifesteert, tevens hoe de vierde kieuwboog tot volle ontwikkeling gekomen is.

In deze reconstructie, waarin het lumen van de kieuwdarm en zijn uitstulpingen massief is weergegeven, zien wij hoe de mediane schildklieraanleg zich geheel heeft afgesnoerd van het lumen van de kieuwdarm (terwijl zij bij een embryo van 5 mm. nog slechts in de vorm van een klein putje aanwezig was) en hoe zij als een knobbeltje mediaan in de area interbranchialis op het niveau van kbg. II gelegen is. (Men zie de microfoto's no. 5 en 6).



Microfoto no. 5. Mediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Glas 2: 4de rij van boven — 11de coupe van links.



Microfoto no. 6. Mediane coupe. Mediane schildklieraanleg. Vergrooting 200 ×.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Glas 2: 4de rij van boven — 11de coupe van links.

Beschrijving van de microfoto's no. 5 en 6 behoorende bij embryo C.

E. *De epitheelwand van de mediane schildklieraanleg.*

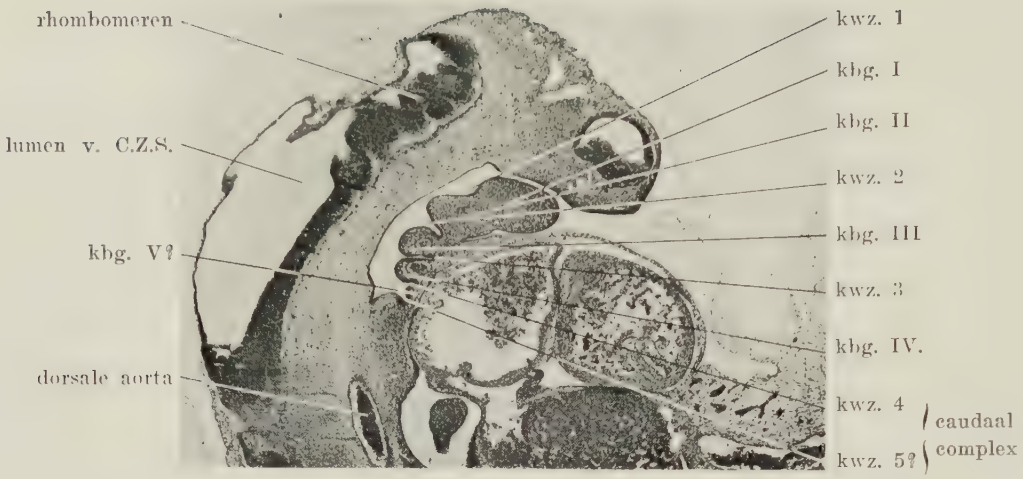
MICROFOTO No. 5.

Er zij op gewezen, dat de snijrichting van dit embryo, gezien de vreemde wijze waarop het centrale zenuwstelsel getroffen is, niet zuiver sagittaal, d.i. evenwijdig aan het mediane vlak, loopt.

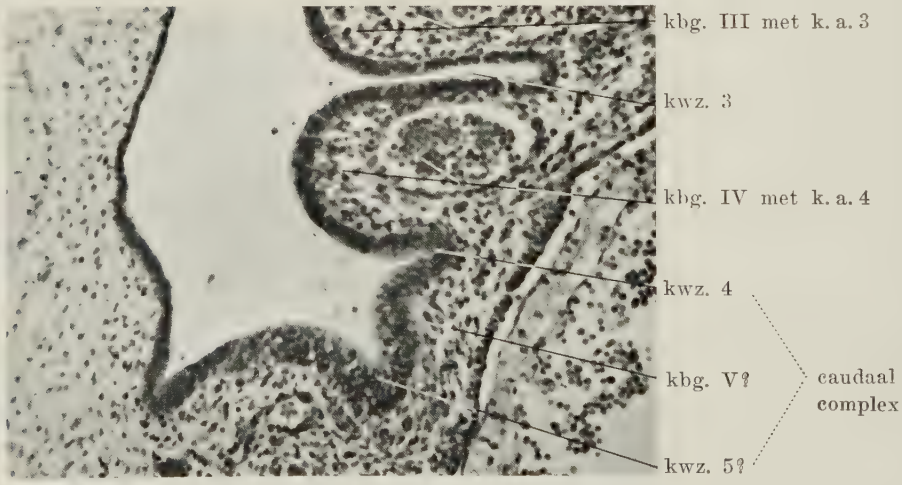
De mediane schildklieraanleg zien wij als een blaasje los van het kieuwdarmepitheel in het orale deel van de tweede kieuwboog liggen.

In MICROFOTO No. 6 zien wij hoe de cellen van de mediane schildklieraanleg een lumen begrenzen. De kernen van deze cellen zijn in verschillende niveaux gelegen, waarbij wederom de naar het lumen gekeerde kernarme zône van haar cellen opvalt.

De afgrenzing ten opzichte van het mesenchym is scherp gebleven.



Microfoto no. 7. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Glas 2: onderste rij — 16de coupe van links.



Microfoto no. 8. Paramediane coupe. Caudale kieuwzakjes. Vergrooting 200 ×.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Glas 2: onderste rij — 16de coupe van links.

F. *De epitheelwand van kwz. 3 en 4.*

MICROFOTO No. 7.

De typische vorm van de uitstulping van het lumen van de kieuwdarm aboraal van de vierde kieuwboog (kwz. 4 in ruimere zin) is hier zeer duidelijk. In de derde en vierde kieuwboog zien wij de overeenkomstige kieuwarteriën.

MICROFOTO No. 8.

Het epitheel van kwz. 4 geeft de indruk uit verschillende lagen te bestaan, terwijl de kernen in de geheele dikte van de epitheellaag gelijkmatig verdeeld schijnen. In het driehoekige gebied tusschen kwz. 4 en kwz. 5? is van een vat nog niets te bespeuren.

G. Ook thans valt er geen duidelijk onderscheid aan te geven tusschen de cellen van de m. sch. kl. a. en die van de wand van kwz. 4.

Toen wij aan het einde van onze bespreking van embryo OO ons schema opstelden, aan de hand waarvan wij voortaan onze afbeeldingen bespreken, waren — behalve de korte releveering van de aanwezigheid van de bulbus arteriosus in Fig. Ib, Ic en microfoto No. 1 en 2 — de vaten en zenuwen van het kieuwspletengebied nog niet ter sprake gekomen. Onder punt H zullen wij dan ook, zooals reeds even in ons schema werd aangegeven, de vaten en zenuwen van het kieuwspletengebied bespreken.

H. Gezien onze definitie van een kieuwboog, waarvoor wij onder andere ook de aanwezigheid van een arterieel vat als onderdeel van het kieuwarteriestelsel vereischten, moeten wij ons thans de vraag voorleggen hoe de structuur van zulk een kieuwarteriestelsel eigenlijk is.

Daarom werd van ditzelfde embryo C een reconstructie vervaardigd met het doel de lezer een inzicht in de bouw hiervan te verschaffen.

Wanneer dan later — zie embryo L (11 mm. kopstuitlengte) — in dit kieuwarteriestelsel veranderingen gaan optreden (waarvan wij gebruik moeten maken voor het vaststellen van het kieuwboogkarakter van het stukje weefsel, dat thans bij een embryo van 7 mm. kopstuitlengte, het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje in twee étages splitst) kunnen wij dit vergelijken met een kieuwarteriestelsel waarin zulke veranderingen nog niet zijn opgetreden.

Zoo zien wij dan in Fig. IIf wederom de bulbus arteriosus, ditmaal massief gereconstrueerd (in Fig. Ib als een holte weergegeven). Voorts zien wij — dit ter nadere oriënteering — de wand van de kieuwdarm met de in zijn lumen promineerende kieuwbogen, de daartusschen gelegen inwendige kieuwzakjes en de mediane schildklieraanleg met een daarin aanwezig lumen. (Zie microfoto no. 6).

Van de bulbus arteriosus uit zien wij achtereenvolgens van oraal naar aboraal de derde kieuwarterie (ka. 3) in

kbg. III, de vierde kieuwarterie in kbg. IV en de ka. (laatste) verloopen om dorsaal van de kieuwdarm in de dorsale aorta uit te monden. De eerste en tweede kieuwarterie zijn bij dit embryo nog slechts kleine vaten, zoodat zij dan ook niet zijn gereconstrueerd.

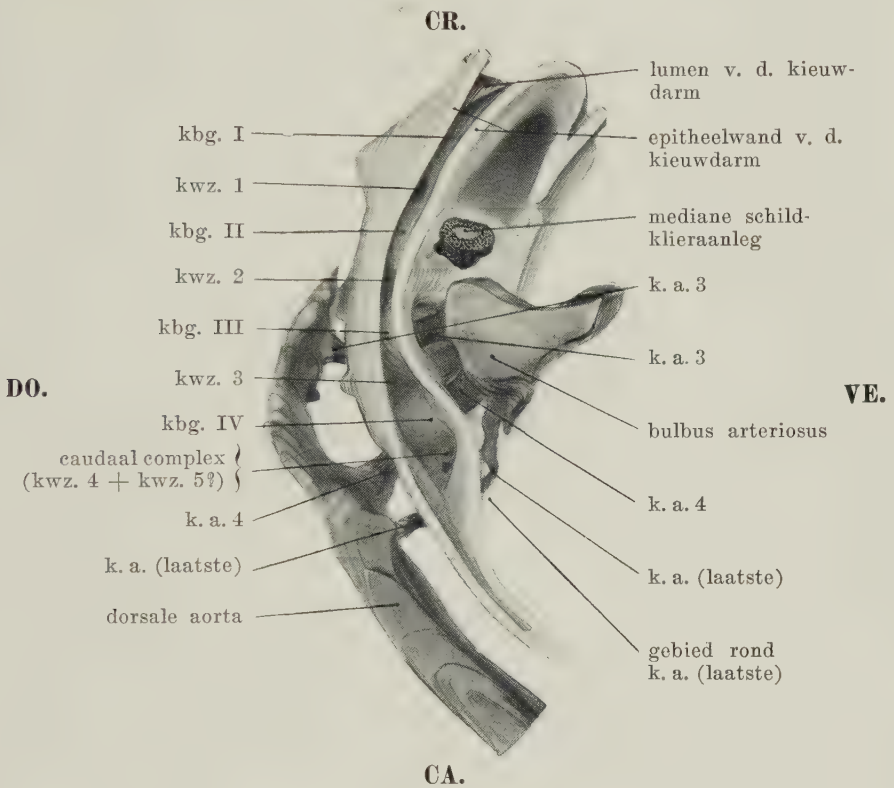


Fig. IIf.
Eenzijdige reconstructie van de kieuwdarm met de vaten.
66 × ware grootte.
Embryo C. Ovis Aries. Kopstuitlengte 7 mm.
Van mediaal gezien.

De meest aboraal gelegen kieuwarterie is met k.a. (laatste) aangeduid, terwijl deze eigenlijk k.a. 5 zou moeten genoemd worden. Wanneer men evenwel weet, dat tusschen deze k.a. (laatste) en k.a. 4 zich bij een embryo van ± 11 mm. kopstuitlengte een nieuw arterieel vat als onderdeel van

het kieuwarteriestelsel gaat ontwikkelen, dat dan dus recht heeft op de aanduiding van k.a. 5, doen wij voorloopig beter deze meest aboraal gelegen kieuwarterie bij een embryo van deze grootte (7 mm. kopstuitlengte) — waar de echte k.a. 5 nog niet tot ontwikkeling is gekomen — met k.a. laatste aan te geven.

Wanneer dan later bij een embryo van 11 mm. kopstuitlengte deze k.a. 5 aanwezig is, wordt de k.a. laatste daarmede automatisch tot k.a. 6.

Een geheel andere vraag is de kwestie of men het gebied rond de zesde kieuwarterie óók als een kieuwboog moet beschouwen. Ofschoon His dit wel deed en ook onlangs Fischel (1930) met aandrang het kieuwboogkarakter van dit gebied verdedigde, wenschen wij dit niet te doen.

Als eerste reden wijzen wij er op, iets wat wij ook in onze inleiding deden, dat het kieuwspletengebied zich van craniaal naar caudaal ontwikkelt. Dit gebied rond k.a. 6 als een (vol ontwikkelde) kieuwboog te beschouwen, is, gezien de nog niet eens aanwezige vijfde kieuwboog (het stukje weefsel tusschen de beide étages van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje), met deze regel in tegenspraak.

Bovendien voldoet dit gebied niet aan alle eischen, die wij aan een kieuwboog stelden, immers de innerveerende zenuw ontbreekt. Wel geeft de N. vagus een tak af, n.l. de N. recurrens, die craniaalwaarts terug verloopt naar een niveau craniaal van het gebied rond k.a. 6 en daartoe het gebied rond k.a. 6 doorloopt, doch innerveeren doet deze zenuw dit gebied niet, althans in onze coupes doet zij dit niet. Een ander bezwaar ligt in het feit, dat men met geen mogelijkheid de eventueele caudale begrenzing van deze eventueele kieuwboog kan aanwijzen.

Overigens moet men wel verstard zijn in de gedachte, die aan de biogenetische grondwet van Haeckel ten

grondslag lag, om in dit gebied een rudiment te zien van een zesde resp. zevende kieuwboog van lagere gewervelde dieren.

Resumeerend wenschen wij dit gebied rond k.a. 6 géén kieuwboog te noemen.

Alvorens nu over te gaan tot de bespreking van embryo L. 11 mm. kopstuitlengte, zullen wij in het kort, als schakel tusschen een grootte van 7 mm. en een van 11 mm., een embryo van 9 mm. bespreken (embryo G.).

Het daarop volgende embryo I. 10 mm. kopstuitlengte, geeft ons de gelegenheid de hand te leggen op enkele coupes, waaruit wij juist het begin van de ontwikkeling van de z.g. vesicula praecervialis kunnen zien.

Daar wij de verschillende embryonen bespreken in de volgorde van hun kopstuitlengte, voegen wij de bespreking van dit embryo in tusschen dat van 9 mm. en dat van 11 mm.

Embryo G.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 9 mm.
Reconstructienummer III.
Microfoto's no. 9 t/m. 12.

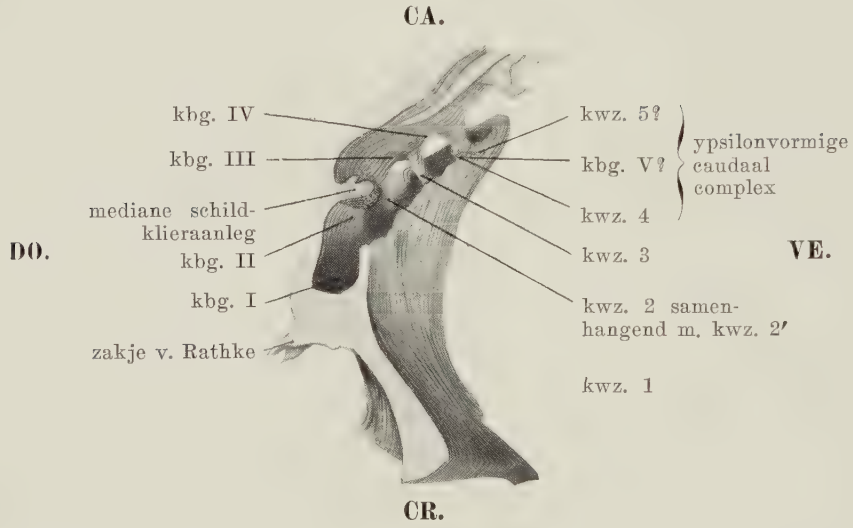


Fig. IIIa.
Eenzijdige reconstructie van het lumen van de kieuwdarm en zijne uitstulpingen
33 × ware grootte.
Embryo G. Ovis Aries. Kopstuitlengte 9 mm.
Van mediaal gezien.

Fig. IIIa is wederom een massieve reconstructie van de kieuwdarm en zijne uitstulpingen. Ons schema volgend:

A. In het lumen van de kieuwdarm promineeren een viertal kieuwbogen.
B. Een viertal inwendige kieuwzakjes, waarvan kwz. 4 de ons reeds bekende ypsilonvorm bezit, die als wij

deze vergelijken met die van een embryo van 7 mm. (Fig. IIb) veel duidelijker uitgesproken is, of wil men het anders zeggen, de indeuking van zijn ventrale wand (kbg. V?) is grooter geworden. Kwz. 4 (in engere zin) en kwz. 5? hangen via een gemeenschappelijke steel, die men ductus pharyngobranchialis communis (4 + 5) zou kunnen noemen, samen met het lumen van de kieuwdarm.

C. Ofschoon men dit in deze afbeelding niet kan zien, blijken kwz. 2 en kwz. 2′ continu in elkaar over te gaan.

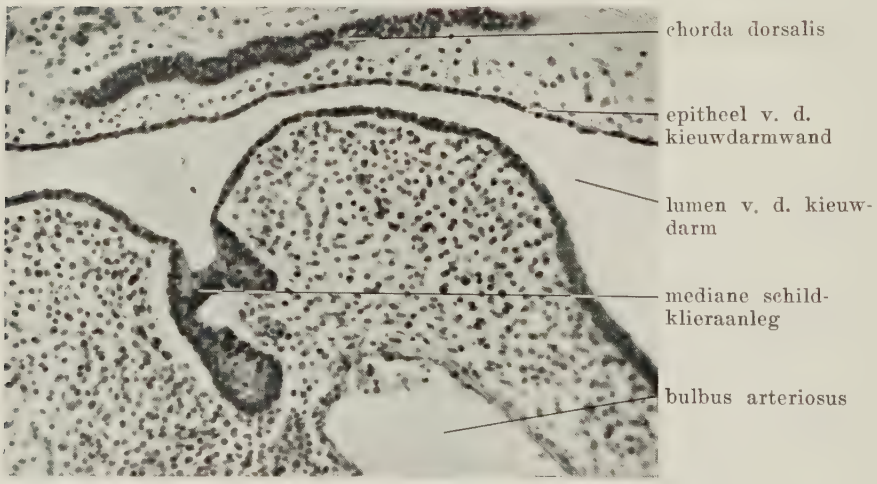
D. De mediane schildklieraanleg is nog niet afgesnoerd van het epitheel van de kieuwdarm (zie microfoto's no. 9 en 10). Bovendien is zijn vorm geheel verschillend van die, welke wij bij embryo C. gezien hebben. Toch zullen wij later bij embryo L. 11 mm. kopstuitlengte (Fig. Vc—Vd, microfoto's no. 16 en 17) de vorm van de daarin aanwezige mediane schildklieraanleg kunnen terugkennen in het nu in Fig. IIIa gepuncteerde deel van de m. sch. kl. a.

Deze hier tot uiting komende variabiliteit in de aanvankelijke vorm en het tijdstip van afsnoering van de mediane schildklieraanleg, bevestigt wel de meening van P a y n e, N o r r i s en andere onderzoekers omtrent deze punten. Men zie ons literatuuroverzicht.

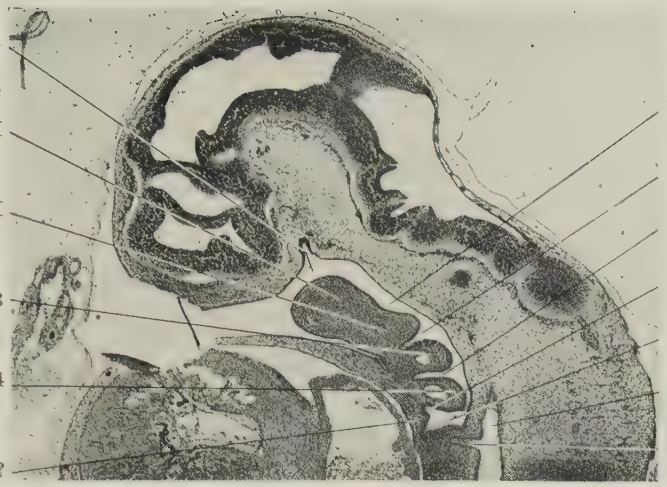
Geheel caudaal zien wij tenslotte nog de splitsing van de kieuwdarm in lucht- en spijsweg.

De punten E—F en G zullen wij aan de hand van de volgende microfoto's no. 9, 10, 11 en 12 nagaan.

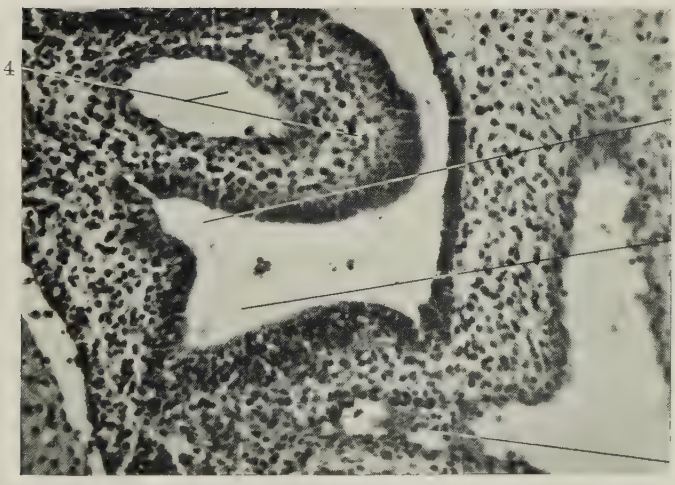
Microfoto no. 9. Mediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo G. Ovis Aries. Kopstuitlengte 9 mm.
Glas 2: 1ste rij van boven — 15de coupe van links.



Microfoto no. 10. Mediane coupe. Mediane schildklieraanleg. Vergrooting 200 ×.
Embryo G. Ovis Aries. Kopstuitlengte 9 mm.
Glas 2: 1ste rij van boven — 15de coupe van links.



Microfoto no. 11. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo G. Ovis Aries. Kopstuitlengte 9 mm.
Glas 2: 3de rij van boven — 5de coupe van links.



Microfoto no. 12. Paramediane coupe. Caudale kieuwzakjes. Vergrooting 200 ×.
Embryo G. Ovis Aries. Kopstuitlengte 9 mm.
Glas 2: 3de rij van boven — 5de coupe van links.

Beschrijving van de microfoto's no. 9 t/m. 12 behoorende bij embryo G.

E. MICROFOTO'S No. 9 en 10.

Ook nu weer zijn de cellen van de mediane schildklieraanleg gekenmerkt door de perifere rangschikking van hun kernen en door hun duidelijke afgrenzing ten opzichte van het omringende mesenchym.

F. MICROFOTO'S No. 11 en 12.

Zooals ook reeds uit de reconstructie no. IIIa bleek, wordt de typische vorm van het caudale complex bij het grooter worden van de embryonen veel duidelijker. De afgrenzing ten opzichte van het mesenchym is vooral in het aborale deel onscherp, trouwens het epitheel is daar ter plaatse veel dikker.

G. Men kan geen verschillen in celvorm zien tusschen de cellen van kwz. 4 en die van de mediane schildklieraanleg.

Embryo I.
Snijrichting Sagittaal.
Kopstuitlengte 10 mm.
Reconstructienummer IVa.
Microfoto's no. 13, 14 en 15.

Beschrijving van het wasmodel IVa.

Om deze reconstructie IVa en de daarop betrekking hebbende microfoto's 13, 14 en 15 goed te kunnen begrijpen, moeten wij even terug naar onze afbeelding If. Het feit n.l., dat de inwendige en uitwendige kieuwzakjes in topografische zin met elkaar correspondeeren, was uit deze afbeelding zeer duidelijk. Wanneer wij toen evenwel precies op de onderlinge verhouding van kwz. 3 en kwz. 3′ gelet hebben, zullen wij bemerkt hebben hoe kwz. 3′ juist even caudaal van kwz. 3 gelegen was. Indien men nu bedenkt, dat het deel van kwz. 3′, waar in Fig. If de kleine pijl naar toe wijst, bij de verdere groei van het embryo zich ietwat verlengt in mediale richting (wat dus zeggen wil, dat de groeve in het lichaamsoppervlak, die wij kwz. 3′ noemen, zich verdiept), dan kan men zich voorstellen hoe wij op een bepaalde sagittale coupe, ver van het mediane vlak, twee kleine holten kunnen aantreffen, waarvan de craniaal gelegene het entodermale lumen van kwz. 3 en het caudaal gelegene het ectodermale lumen van kwz. 3′ vertegenwoordigt.

Gaan wij met deze kennis gewapend onze Fig. IVa nader bekijken, dan zien wij in die afbeelding de kieuwdarm met zijn uitstulping het tweede inwendige kieuwzakje van de mediale zijde. Dorsaal van dit laatste bemerken wij achter-

eenvolgens de derde kieuwboog, waarin de N. glossopharyngeus en het derde inwendige kieuwzakje, dat in dit sterk lateraal gelegen vlak niet met het lumen van de kieuwdarm samenhangt. Dorsocaudaal van dit kieuwzakje, dat zooals vanzelf spreekt naar lateraal toe blind eindigt, bemerken wij een tweede lumen, dat juist mediaalwaarts blind bleek te eindigen. (In de afbeelding kon dit natuurlijk niet gedemonstreerd worden.)

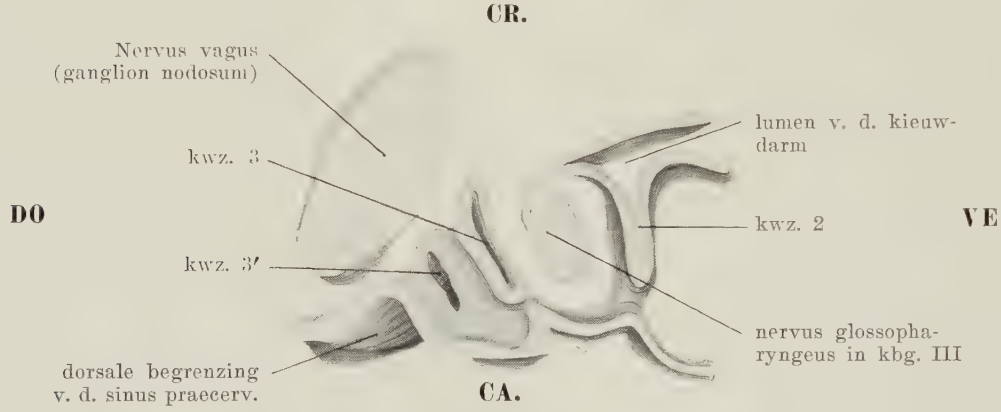


Fig. IVa.
Eenzijdige reconstructie van het tweede en derde inwendige en het derde uitwendige kieuwzakje.
66 × ware grootte.
Embryo I. Ovis Aries. Kopstuitlengte 10 mm.
Van mediaal gezien.

Wèl stond dit lumen met de buitenwereld in open samenhang. Gezien onze ervaring in Fig. If opgedaan, kan dit lumen niets anders zijn dan het diepste deel van het derde uitwendige kieuwzakje.

Misschien ten overvloede verwijzen wij in dit verband naar Fig. Vc, waarin dit diepste deel van kwz. 3′ in de vorm van een afgietsel zeer evident aanwezig is. Voorts zien wij in genoemde afbeelding ook de dorsocaudale plaatsing hiervan ten opzichte van kwz. 3.

Tenslotte willen wij in Fig. IVa wijzen op de onmid-

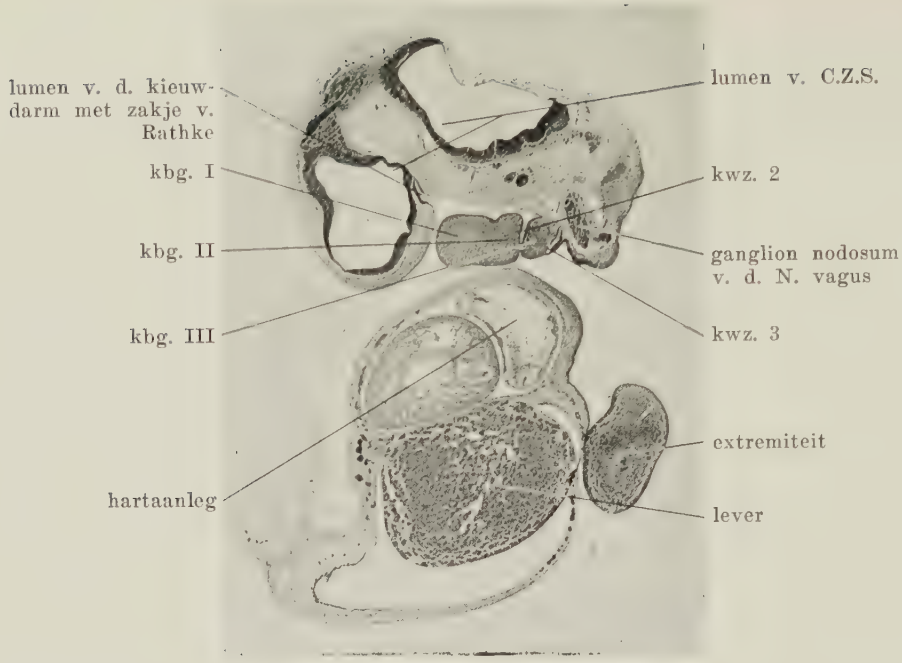
dellijke nabijheid van het ganglion nodosum van de N. vagus t. o. v. deze kieuwzakjes.

Zooals men zich herinneren zal, noemden wij in onze bespreking van Fig. Ia het driehoekige veld, waarin kbg. III en kbg. IV in het lichaamsoppervlak gelegen waren, sinus praecervicalis. Wij stelden vast, hoe de bodem hiervan achtereenvolgens bestond uit: kwz. 2′, kbg. III, kwz. 3′, kgb. IV en kwz. 4′.

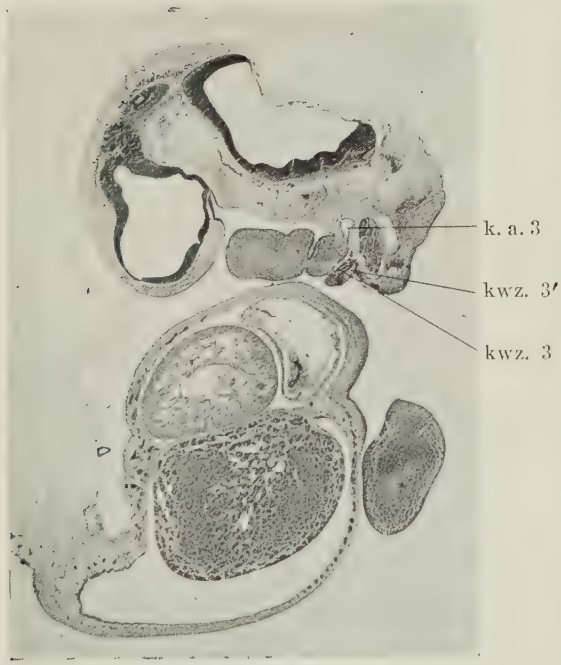
In hoofdstuk I § 3 bespraken wij uitvoerig de vormveranderingen van dit gebied. De twee voornaamste feiten, die daarbij aan het licht kwamen, waren ten eerste het verdwijnen van dit gebied van de sinus praecervicalis ten gevolge van de overgroeiing door het operculum (caudaal tuberculum) van de hyoidboog en ten tweede, dat als onderdeel van dit opercularisatieproces een blaasje — de vesicula praecervicalis — van de buitenwereld werd afgesnoerd. Wij stelden vast, dat hoewel de meeningen omtrent de plaats van ontstaan van dit blaasje zeer uiteenliepen, de onmiddellijke nabijheid van het ganglion nodosum van de N. vagus algemeen werd geconstateerd.

Nu wij dan ook bij dit embryo I. een lumen aantreffen in de onmiddellijke nabijheid van het derde inwendige kieuwzakje (waaruit de thymus gaat ontstaan) en van het ganglion nodosum, aarzelen wij niet in dit lumen, dat thans nog het diepste deel van kwz. 3′ voorstelt, het begin te zien van het blaasje, dat wij als vesicula praecervicalis nog gedurende zeer lange tijd telkens op dezelfde plaats zullen aantreffen.

Wij willen er op deze plaats dan ook al vast aan herinneren, dat sommige onderzoekers dit blaasje (bij onze embryonen afkomstig van kwz. 3′), dat zoo dicht bij de algemeen aanvaarde plaats van aanleg van de thymus (kwz. 3) gelegen is, ook een rol willen laten spelen bij de ontwikkeling van genoemde klier. (Zie hoofdstuk II § 3).



Microfoto no. 13.



Microfoto no. 14.

Microfoto no. 15.

De microfoto's no. 13, 14 en 15 geven sterk lateraal gelegen coupes weer, waarop men duidelijk ziet hoe het kwz. 3′ zich dorsocaudaal tegen kwz. 3 legt. Men lette op de onmiddellijke nabijheid van het ganglion nodosum.

Embryo I. Ovis Aries. Kopstuitlengte 10 mm. Vergrooting 16 ×.

Glas 4: onderste rij resp. 1ste, 2de en 4de coupe van links.

Beschrijving van de microfoto's no. 13, 14 en 15.

Om duidelijk dit zoo juist beschreven proces vast te leggen, zullen wij in de microfoto's no. 13, 14 en 15 (waarvan no. 13 het meest lateraal en no. 15 het meest mediaal gelegen is) ook de coupes afbeelden, waaruit wij tezamen met enkele aangrenzende coupes, onze reconstructie IVa vervaardigden.

Na de uitvoerige beschrijving van deze laatste reconstructie, volstaan wij met te verwijzen naar de tekst rond de afbeeldingen.

Onder de letter I van ons schema zullen wij voortaan onze bespreking, de vesicula praecervicalis betreffende, onderbrengen.

Embryo L.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 11 mm.
Reconstructienummer V.
Microfoto's No. 16 t/m. 21.

I. Aan het lichaamsoppervlak.

Principieele veranderingen kunnen wij, wanneer wij dit model van lateraal in Fig. Va bekijken, niet constatee-

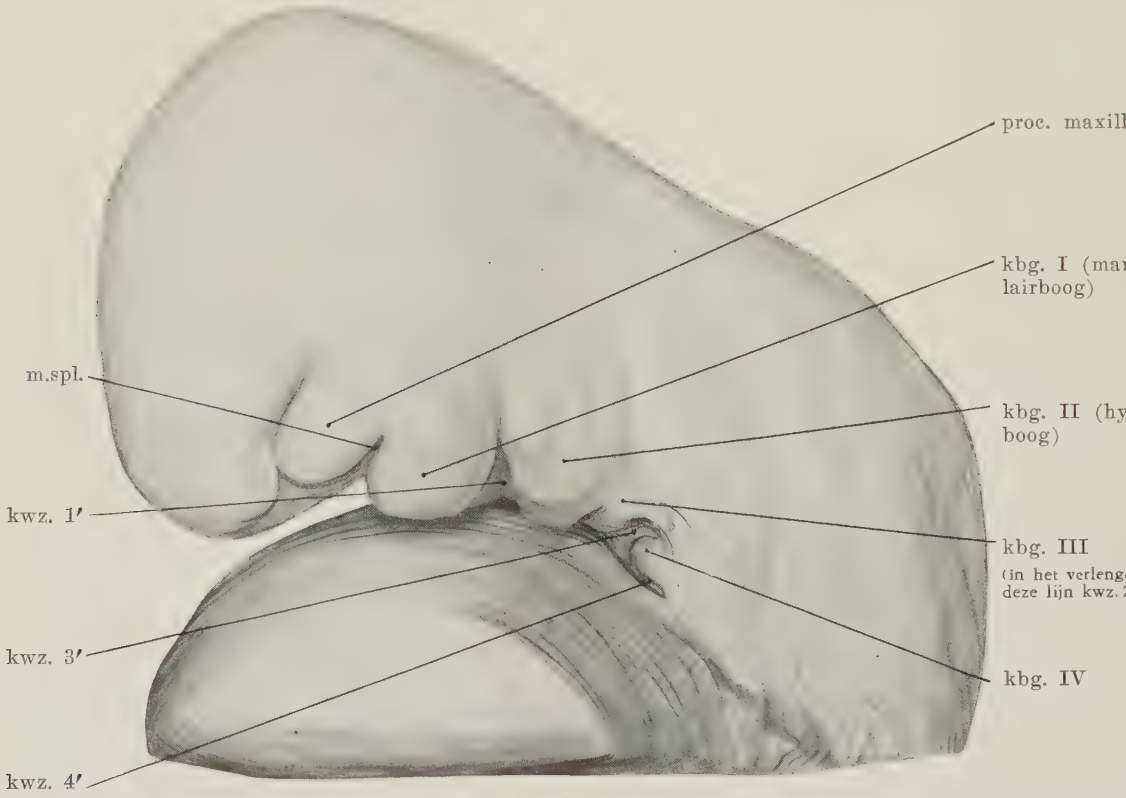


Fig. Va.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
Gezien van lateraal.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
33 × ware grootte.

ren. Zooals ook reeds bij een kopstuitlengte van 5 en 7 mm. het geval was, tellen wij vier uitwendig zichtbare kieuwbogen en eenzelfde aantal uitwendige kieuwzakjes.

Ofschoon de derde en vierde kieuwboog, vergeleken bij de mandibulair- en hyoidboog, nog veel kleiner zijn geworden, zijn zij toch nog aanwezig. Het driehoekige veld, waarin zij gelegen zijn, noemden wij reeds sinus praecervicalis. De dorsale begrenzing hiervan zouden wij retrobranchiale lijst kunnen noemen (F i s c h e l).

Voorts valt ons op hoe de ontwikkeling van de processus maxillaris verder is voortgeschreden en hoe deze bij dit embryo niet alleen naar dorsaal ten opzichte van de mandibulairboog via de primitieve mondspleet, maar ook naar ventraal via een groeve duidelijk van de rest van de kop — processus frontonasalis — wordt afgegrensd.

Om dezelfde reden, waarom wij het overeenkomstige wasmodel (craniale lichaamshelft) van embryo C. niet tot aan het mediane vlak voltooiden, hebben wij de reconstructie van de craniale lichaamshelft van dit embryo in een lateraal vlak beëindigd. Het is duidelijk, dat wij in deze reconstructie dan ook geen mediane schildklieraanleg aantreffen en dat het lumen van het centrale zenuwstelsel slechts in de kop, waar dit lumen het breedste is, aanwezig is.

II. **Inwendig aspect.**

A. *Kieuwbogen.*

Fig. Vb. Wij tellen een viertal kieuwbogen. In kbg. III en kbg. IV zien wij resp. de derde en vierde kieuwarterie aangegeven. Ka. 4 en k.a. laatste hangen met de dorsale aorta samen.

Tusschen de beide étages van het oorspronkelijke vierde kieuwzakje — de orale étage is als kwz. 4 (in engere zin) de aborale étage als kwz. 5? aangeduid — ligt het drie-

hoekig stukje weefsel, waarvan wij het kieuwboogkarakter willen vaststellen en waarvoor wij bij dit embryo één argument, dat hiervóór pleit, zullen bespreken.

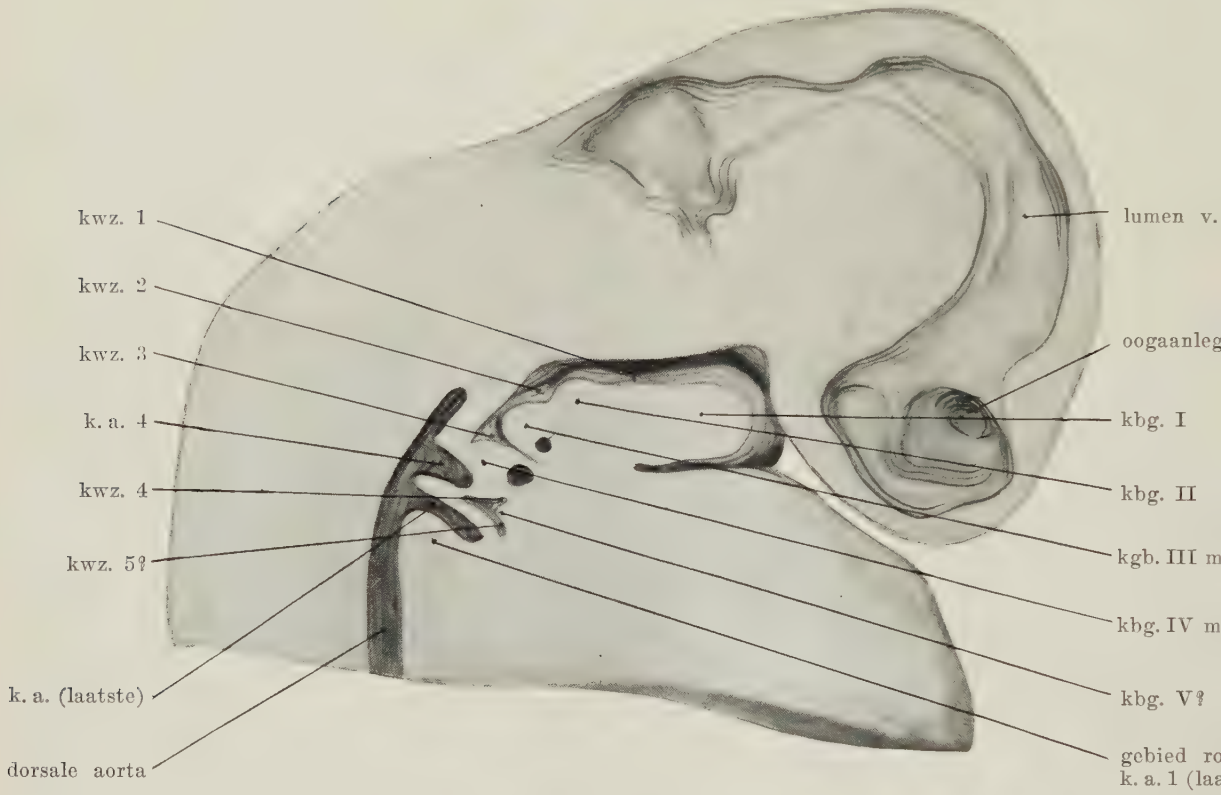


Fig. Vb.
Eenzijdige reconstructie van de craniale lichaamshelft.
33 × ware grootte.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Gezien vanuit een paramediaan vlak.

B. *Inwendige kieuwzakjes.*

In Fig. Vc zien wij een massief gereconstrueerde kieuwdarm met zijn uitstulpingen, o.a. het zakje van R a t h k e, en tevens een afgietsel van de sinus praecervicalis. Wij tellen een viertal inwendige kieuwzakjes.

Het *eerste* inwendige kieuwzakje is in deze reconstructie

weinig duidelijk, omdat onze reconstructie niet ver genoeg lateraal reikt om het gebied te toonen waar dit kieuwzakje zijn duidelijkste vorm bezit. Wij herinneren er in dit verband aan, dat de afstand van de inwendige kieuwzakjes tot het mediane vlak van oraal naar aboraal afneemt en dus bij het eerste inwendige kieuwzakje het grootste is.

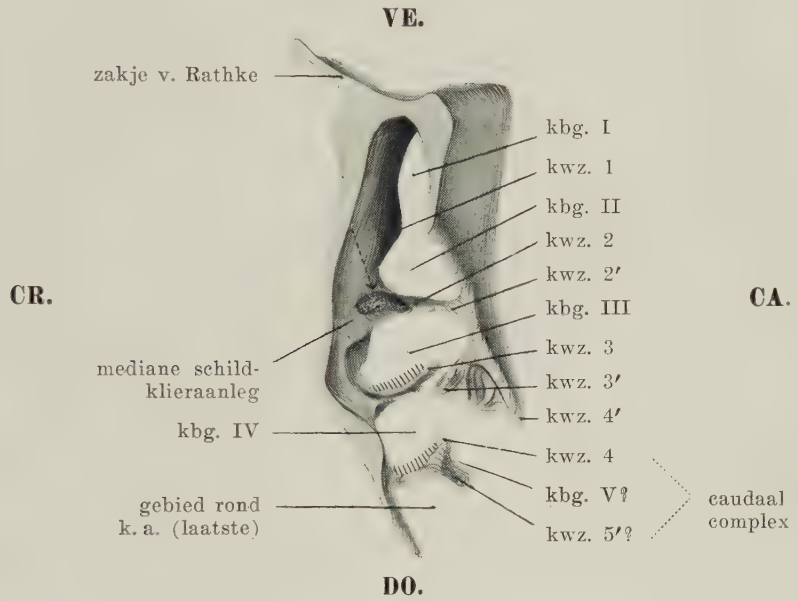


Fig. Vc.

Eenzijdige reconstructie van het lumen van de kieuwdarm en zijn uitstulpingen. Tevens een afgietsel van de sinus praecervicalis. De gestreepte deelen aan de orale zijde van kwz. 3 en van het caudale complex geven de plaatsen aan, waar resp. gl. pth. 3 en gl. pth. 4 uit de wand van deze kieuwzakjes gaan ontstaan.
33 × ware grootte.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Van mediaal gezien.

Het *tweede* inwendige kieuwzakje zien wij continu overgaan in het tweede uitwendige kieuwzakje, een feit waarvan wij de beteekenis reeds vroeger belichtten in verband met vraagstelling no. III.

Het *derde* inwendige kieuwzakje plaatst zich, zooals wij ook reeds bespraken, cranioventraal van het diepste deel

(van uitwendig af gerekend) van het derde uitwendige kieuwzakje. (Zie embryo I).

Het gestreept aangegeven deel van kbg. III, dat grenst aan kwz. 3, geeft de plaats aan, waar de glandula parathyreoidea 3 gaat ontstaan en waarvoor wij naar de microfoto's no. 18 en 19 verwijzen.

Het *vierde* inwendige kieuwzakje vertoont de ons bekende splitsing in een orale en een aborale étage. In dat deel van kbg. IV, dat grenst aan de gemeenschappelijke steel, waardoor kwz. 4 (in engere zin) en kwz. 5? met het lumen van de kieuwdarm samenhangen, zien wij eveneens met strepen het gebied aangeduid waar zich de glandula parathyreoidea 4 gaat ontwikkelen (zie embryo N. - 13 mm. kopstuitlengte. Microfoto's no. 26 en 27).

Voor de histologische bouw van de wand van het caudale complex verwijzen wij naar de microfoto's no. 20 en 21.

C. Het tweede inwendige en uitwendige kieuwzakje gaan continu in elkaar over.

D. *Mediane schildklieraanleg.*

De vorm van de mediane schildklieraanleg is van een ongeveer rond knobbeltje (embryo C., microfoto no. 5 en 6) veranderd in een meer sikkelvormig knobbeltje, waarvan de concave zijde naar dorsaal gekeerd is.

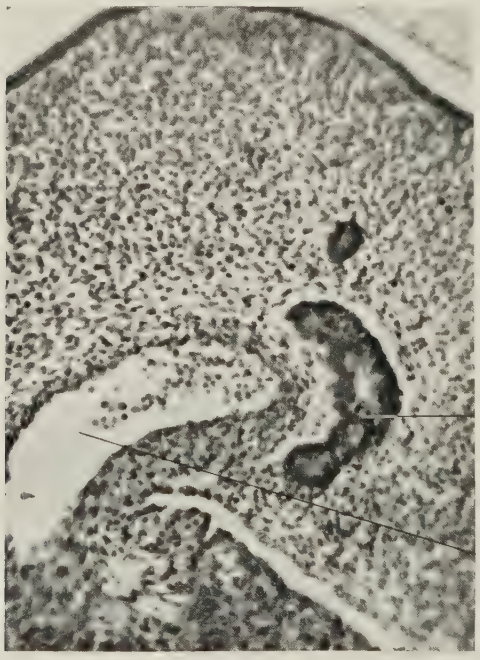
Wanneer wij deze vorm vergelijken met het gepuncteerd aangegeven deel van de mediane schildklieraanleg in microfoto no. 9 en 10 (embryo G.), dan constateeren wij duidelijk overeenkomst in beider vorm. Overigens zien wij deze sikkelvorm van de mediane schildklieraanleg ook in de microfoto's no. 16 en 17 van dit embryo.

Wel willen wij er op wijzen, hoe de mediane schildklieraanleg zich bij dit embryo reeds ver van de plaats van aanleg

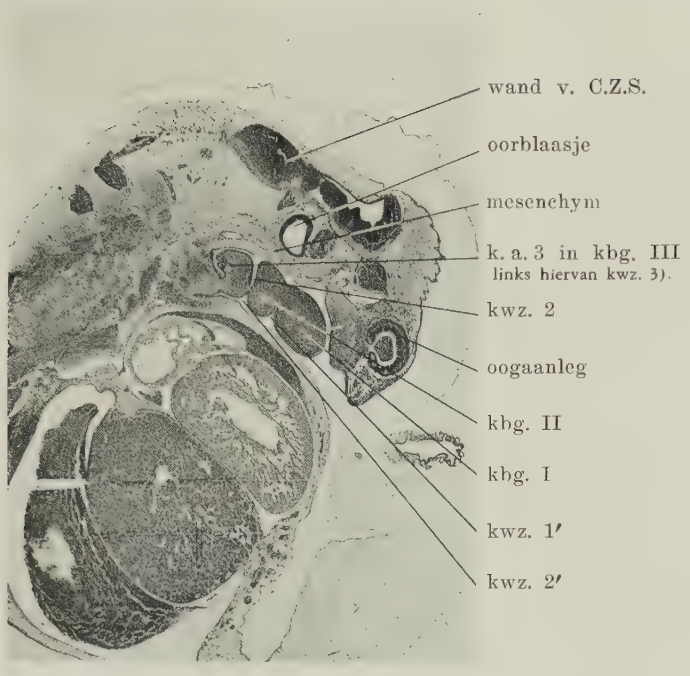
verwijderd heeft. Met een stippellijn geven wij in Fig. Vc de weg aan, die de m. sch. kl. a. tot nu toe doorloopen heeft. Iets aboraal van het niveau van kwz. 1 in embryo OO, heeft hij nu reeds het niveau van kwz. 2 bereikt, bij welk descensieproces (zie Fig. Vd) het nauwe contact met de vaten bewaard is gebleven.

Remming van dit proces geeft — zooals bekend — aanleiding tot het ontstaan van een schildklier, die b.v. in het achterste deel van de tong gelegen is en welke men onder de foutieve naam van struma lingualis in de literatuur beschreven vindt.

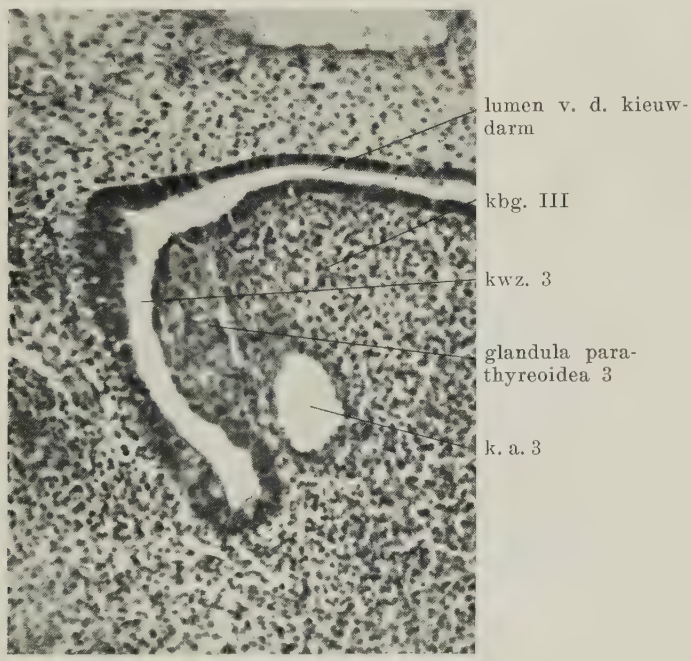
Microfoto no. 16. Mediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Glas 5: 1ste rij van boven — 9de coupe van links.



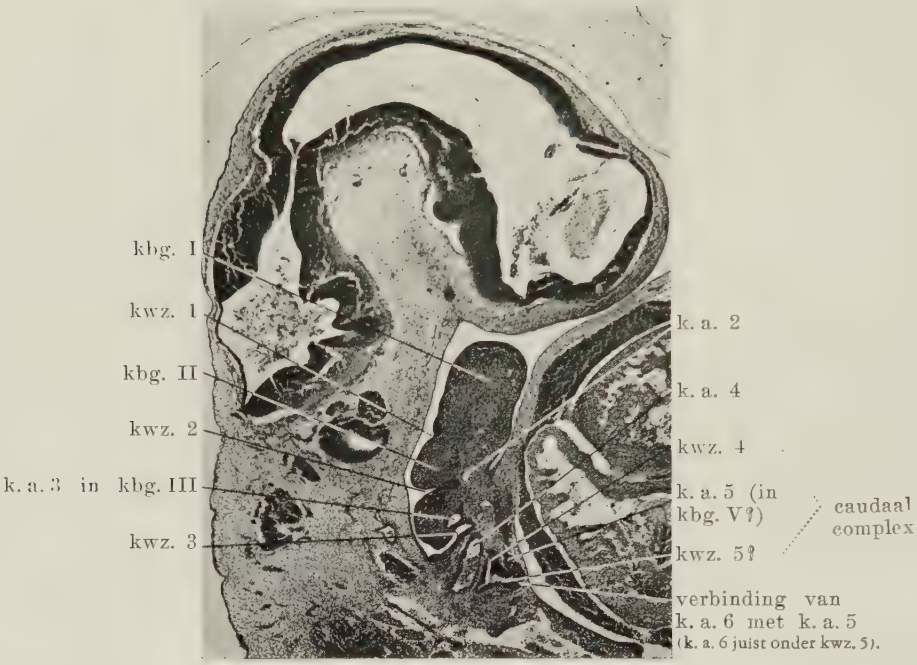
Microfoto no. 17. Mediane coupe. Mediane schildklieraanleg. Vergrooting 200 ×.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Glas 5: 1ste rij van boven — 9de coupe van links.



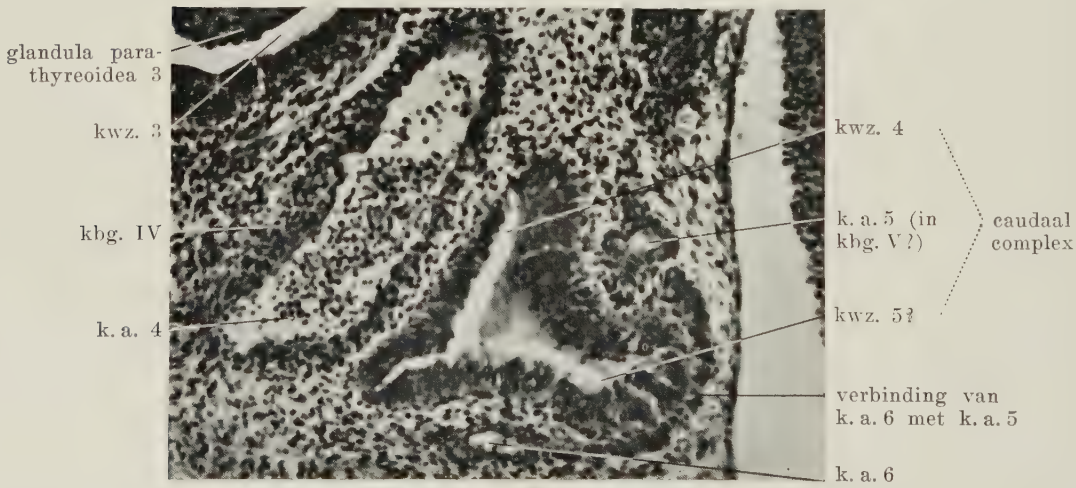
Microfoto no. 18. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Glas 6: bovenste rij — 11de coupe van links.



Microfoto no. 19. Paramediane coupe. Kwz. 3 met glandula parathyreoidea 3.
Vergrooting 264 ×.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Glas 6: bovenste rij — 11de coupe van links.



Microfoto no. 20. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Glas 4: 1ste rij van boven — 1ste coupe van links.



Microfoto no. 21. Paramediane coupe. Caudale kieuwzakjes met k.a. 5.
Vergrooting 200 ×.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Glas 4: 1ste rij van boven — 1ste coupe van links.

Beschrijving van de microfoto's no. 16 t/m. 21.

E. *De histologische bouw van de mediane schildklieraanleg.*

Deze kunnen wij bestudeeren in de microfoto's no. 16 en 17. Wij zien de mediane schildklieraanleg als een sikkelvormig hoopje epitheelcellen tegen de bulbus arteriosus aan liggen, waarmede hij descendeert. Centraal in dit konbbeltje zien wij een klein lumen. Dit wordt begrensd door cellen waarvan de kernen aan de peripherie in verschillende niveaux gerangschikt zijn.

Tusschen het lumen van de kieuwdarm en de m.sch.kl.a. ligt een klein celhoopje, dat wij als een afsplitsing beschouwen van de mediane schildklieraanleg. Het spreekt vanzelf, dat met zulk een afsplitsing de kiem gelegd is voor het ontstaan van accessorische schildkliertjes.

F. a. *De histologische bouw van het derde inwendige kieuwzakje.*

In de microfoto's no. 18 en 19 zien wij het derde inwendige kieuwzakje. Aan de zijde waar het de derde kieuwboog begrenst wordt zijn epitheel veel platter, terwijl de onmiddellijk hieraan grenzende cellen zich gaan onderscheiden van de overige mesenchymateuse cellen van de derde kieuwboog door hun duidelijk zichtbaar geworden protoplasma en hun bleeker geworden kernen. Tezamen vormen deze cellen een klompje van polygonale cellen, die geen bepaalde rangschikking bezitten. Dit is de aanleg van de glandula parathyreoidea 3. (In Fig. Vc gaven wij de plaats van aanleg van deze glandula parathyreoidea 3 reeds aan).

F. b. *De histologische bouw van het vierde inwendige kieuwzakje.*

In de microfoto's no. 20 en 21 zien wij het caudale complex met de vierde en de laatste kieuwarterie. De caudoventrale wand van het caudale complex is hier gekenmerkt door de sterke proliferatie van zijn epitheel. De kernen van de cellen waaruit zijn wand bestaat zijn in de geheele dikte van de wand gelegen. Aan de zijde waar het caudale complex aan de vierde kieuwboog grenst, valt van de aanleg van een glandula parathyreoidea 4 nog niets te bespeuren.

G. Het is ook in dit stadium onmogelijk een duidelijk onderscheid te geven tusschen de cellen van de mediane schildklieraanleg en die van het caudale complex.

H. *Vaten van het kieuwspletengebied.*

In het driehoekig stukje weefsel tusschen het orale been (kwz. 4) (in engere zin) en het aborale been (kwz. 5?) van het caudale complex, zien wij in de microfoto no. 21 een vat liggen, dat, gezien zijn duidelijke stevige wand, vermoedelijk een arterieel vat is. Een nauwkeurige beschouwing van het weefsel grenzend aan de epitheelwand van het aborale been van het caudale complex doet ons de aanwezigheid opmerken van een donkere celstreng, die ontspringt uit de aboraal van het caudale complex gelegen ka. laatste, die om kwz. 5? heenbuigend, zich voortzet tot vlak bij het zoo juist genoemde vat tusschen kwz. 4 en kwz. 5?. Bij kleinere embryonen wezen wij er telkens op, hoe er op deze plaats nog geen vat aanwezig was, zoodat wij het dan ook in onze vaatreconstructie van het embryo C. (kopstuitlengte 7 mm.) niet aantroffen. Reeds vroeger wezen wij er op, hoe juist de aanwezigheid van zulk een vat

voor ons als argument dienst kon doen, om het kieuwboog-karakter van het driehoekige stukje weefsel waarin het gelegen was, te bewijzen. Daarom vervaardigden wij dan ook een vaatreconstructie van dit embryo, waaruit dan de aard van dit vat zal moeten blijken en dat ons tevens de beteekenis zal moeten leeren van de celstreng, die uit ka. laatste ontspringt.

Zoo zien wij dan in Fig. Vd een vaatreconstructie en de verhouding hiervan ten opzichte van de kieuwdarwand.

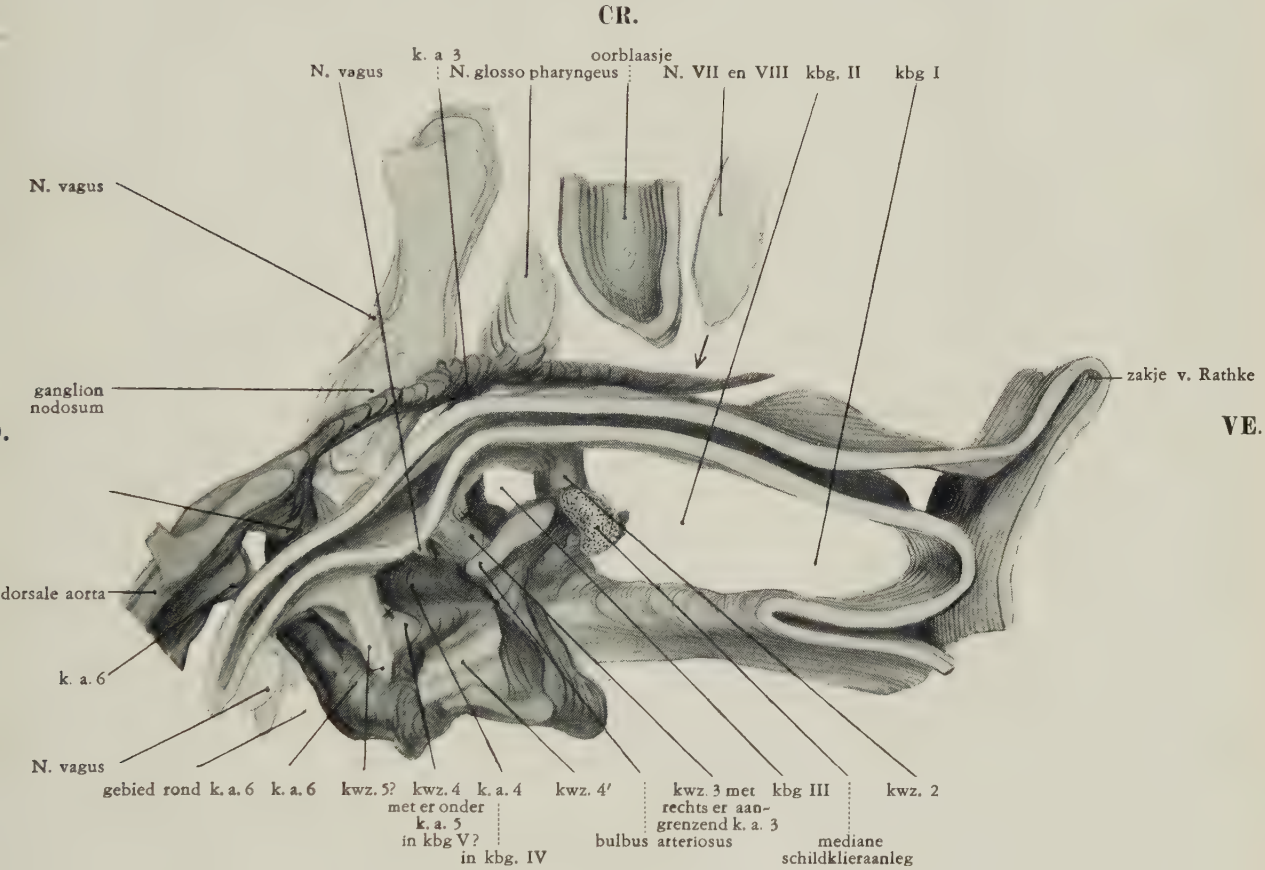


Fig. Vd.

Eenzijdige reconstructie van de kieuwdarm met de vaten en zenuwen.
66 × ware grootte.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Van mediaal gezien.

Ook enkele zenuwen, die het weefsel van de kieuwbogen innerveeren, zijn gereconstrueerd. Wij zien de kieuwdarm met zijn uitstulpingen n.l. van ventraal naar caudodorsaal het zakje van R a t h k e, het tweede en het derde inwendige kieuwzakje en tenslotte het caudale complex. Met een kruisje gaven wij de plaatsen van aanleg van de glandulae parathyreoideae 3 en 4 aan. Ook het relief van de sinus praecervicalis is in de afbeelding zichtbaar.

De mediane schildklieraanleg ligt op het niveau van kwz. 2, terwijl het grenst aan een vat, dat wij gemakshalve maar met de naam van bulbus arteriosus zullen blijven betitelen. Craniaal van de kieuwdarm zien wij van ventraal naar dorsaal achtereenvolgens de N. VII en N. VIII, het oorblaasje, de N. glossopharyngeus (N. IX) en de N. vagus (N. X). Zooals bekend, wordt de eerste kieuwboog door de N. mandibularis (de derde tak van de N. trigeminus) geinnerveerd — de tweede kieuwboog door de N. facialis, waarvan de vezels ook blijkens onze coupes naar kbg. II verloopen (zooals de pijl in Fig. Vd aangeeft), de derde kieuwboog door de N. glossopharyngeus (zie onze afbeelding) en tenslotte de vierde kieuwboog door vezels van de N. vagus. Onze reconstructie laat nog juist de vezels zien, die het gebied van de vierde kieuwboog bereiken (zie daarvoor ook embryo BBB). Deze vezels vormen later de N. laryngeus superior. In het gebied rond de ka. laatste zien wij tenslotte de hoofdstam van de N. vagus, waarvan in dit gebied vezels terug craniaalwaarts verloopen, n.l. de N. recurrens. (In onze afbeelding niet weergegeven).

Ventraal van de kieuwdarm zien wij in kbg. III de derde en in kbg. IV de vierde kieuwarterie loopen. Tusschen de beide beenen van het caudale complex zien wij ook een vat naar lateraal verloopen. Hierin herkennen wij het vat, dat wij in de microfoto no. 21 reeds op dezelfde plaats aantroffen. Zooals uit onze afbeelding blijkt, ontspringt dit vat mediaal van het caudale complex uit de caudaal van deze

laatste gelegen kieuwarterie, die wij tot nu toe ka. laatste noemden. Wij zijn nu gerechtigd dit nieuw ontstane vat als een onderdeel van het kieuwarteriestelsel te beschouwen en noemen het dan ook ka. 5. Hiermede is het vat, caudaal van het caudale complex gelegen (ka. laatste) automatisch tot ka. 6 geworden.

Hoe verloopt deze vijfde kieuwarterie, nadat hij uit ka. 6 ontsprongen is?

Om dit te kunnen achterhalen zullen wij van ventraal deze reconstructie bezien in Fig. Ve.

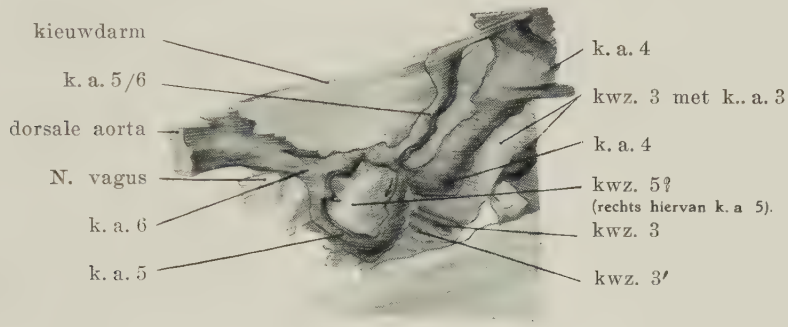


Fig. Ve.
Eenzijdige reconstructie van het caudale deel van de kieuwdarm met vaten en zenuwen. Rechts van k. a. 5 is nog juist kwz. 4 even zichtbaar.
66 × ware grootte.
Embryo L. Ovis Aries. Kopstuitlengte 11 mm.
Van ventraal gezien.

Wij herkennen daarin de kieuwdarm met het derde inwendige kieuwzakje en het caudale complex. Tevens het relief van de sinus praecervicalis. Wij zien daarin nogmaals, hoe de vijfde kieuwarterie uit de zesde ka. ontspringt, vervolgens tusschen de beide beenen van het caudale complex naar lateraal verloopt, tot hij de laterale rand van het caudale complex bereikt heeft. Dan buigt hij om het caudale been van het caudale complex heen, om naar mediaal terugloopend, tenslotte weer in de zesde kieuwarterie uit te monden en zoo de dorsale aorta te bereiken.

Enkele onderzoekers wezen er op, dat het verloop van deze vijfde kieuwarterie zeer variabel is, en hoe zij in vele gevallen in de plaats van een scherp begrensd vat een vaatplexus vonden. Ook wij vonden juist op de plek, waar de vijfde kieuwarterie om de laterale rand van het caudale complex heen terug buigt naar de zesde kieuwarterie, een klein vaatkluwen. (In onze afbeelding niet aanwezig). Zooals bekend verdwijnt in ieder geval deze vijfde kieuwarterie evenals de eerste en tweede spoorloos bij de omvorming van het kieuwarteriestelsel in het definitieve arterieele stelsel.

Voor ons is de aanwezigheid van dit vat van belang in verband met de vraag of wij het driehoekig stukje weefsel tusschen de beide beenen van het caudale complex als een kieuwboog mogen betitelen en dientengevolge het orale en het aborale been van het caudale complex resp. als kwz. 4 en kwz. 5.

Alleen de aanwezigheid van (innerveerende) zenuwvezels in dit gebied, ontbreekt ons nog, om dit te mogen doen. In embryo BBB 13½ mm. kopstuitlengte zullen wij deze vraag definitief onder de oogen zien.

I. Vesicula praecervicalis.

Tevens laat Fig. Ve ons nogmaals de onderlinge ligging van kwz. 3 en kwz. 3′ zien, waartoe wij enkele coupes hebben weggenomen. Reeds bij een embryo van 12½ mm. kopstuitlengte treffen wij het diepste deel van kwz. 3′ in de vorm van een blaasje aan, dat gedurende de eerste tijd van zijn ontstaan nog via een epitheliale celstreng (zie embryo N) met zijn plaats van aanleg verbonden blijft. (Zie verder embryo YY 12½ mm. kopstuitlengte).

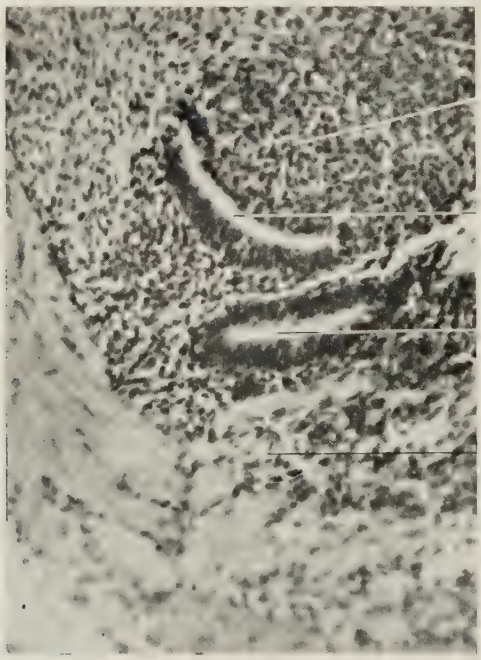
Embryo YY.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 12½ mm.
Microfoto's no. 22 en 23.

Vesicula praecervicalis.

Toont microfoto no. 22 ons een overzicht (waarvoor wij naar de tekst rondom de microfoto verwijzen), in no. 23 zien wij de vesicula praecervicalis sterk vergroot weergegeven. Onmiddellijk valt ons wederom de zoo typische topografische verhouding op ten opzichte van het derde inwendige kieuwzakje en het ganglion nodosum. (De afmetingen van deze vesicula praecervicalis zijn bij dit embryo ongeveer als volgt: $\pm$ $^1/_4$ mm. in craniocaudale richting,, $\pm$ $^1/_{10}$ mm. in dorsoventrale richting, $\pm$ $^1/_{10}$ mm. van mediaal naar lateraal).

Wij herinneren er aan, hoe deze vesicula praecervicalis zich dorsaal legde — embryo I — tegen dàt deel van kwz. 3, hetwelk in dat vlak niet met het lumen van de kieuwdarm communiceerde. Zoo zien wij dan ook in microfoto no. 22 het lumen van de kieuwdarm (craniodorsaal van kbg. I en kbg. II) niet samenhangen met dat van kwz. 3. Zouden wij de coupes van deze serie naar mediaal toe vervolgen, dan zouden wij enkele coupes verder de vesicula praecervicalis alweer zien verdwijnen, maar de vorm van kwz. 3 zou blijken zich te handhaven, tot er eindelijk een coupe bereikt zou worden, waarin het lumen van kwz. 3 samenhangt met dat van de kieuwdarm. Over de geheele afstand, waarin wij kwz. 3 als een (oogenschijnlijk) sikkelvormig blaasje in onze coupes aantreffen, vinden wij aan

Microfoto no. 22. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo YY. Ovis Aries. Kopstuitlengte 12,5 mm.
Glas 4: 1ste rij van boven — 10de coupe van links.



Microfoto no. 23. Paramediane coupe. Kwz. 3 met vesicula praecervicalis en glandula parathyreoidea 3. Vergrooting 200 ×.
Embryo YY. Ovis Aries. Kopstuitlengte 12,5 mm.
Glas 4: 1ste rij van boven — 10de coupe van links.

zijn concave zijde de aanleg van de glandula parathyreoidea 3, die uit de wand hiervan ontstaat. (Zie embyro N.).

In § 3 van ons hoofdstuk II wezen wij er op, hoe enkele onderzoekers aan deze vesicula praecervicalis een rol wilden toekennen bij de vorming van de thymus, of althans van het craniale deel hiervan. Dat deze gedachte voor de hand lag, is ons thans wel duidelijk, als wij in de onmiddellijke nabijheid van deze vesicula praecervicalis het derde inwendige kieuwzakje aantreffen, waaruit volgens aller meening de thymus ontstaat. Vanzelf dringt zich dan de vraag aan ons op, of de cellen waaruit de wand van de vesicula praecervicalis bestaat, gelijken op die van de wand van kwz. 3.

Misschien kan men zeggen, dat de cellen waaruit de wand van de vesicula praecervicalis is opgebouwd, een meer ronde en vooral donkerder kern bezitten (waarvan bovendien de chromatine teekening wat fijner is), wanneer men deze vergelijkt bij die van de wand van het derde inwendige kieuwzakje.

Embryo N. zal ons nu de gelegenheid geven om het kieuwspletengebied met al zijn derivaten in zijn volle omvang en als één geheel te bestudeeren. Na de bespreking hiervan zullen wij aan de hand van embryo BBB voor de laatste maal de kwestie omtrent het aantal inwendige kieuwzakjes en het aantal kieuwbogen onder de oogen zien.

Dan zijn wij het moment genaderd, waarop er van een kieuwdarm geen sprake meer is en wij de klierderivaten van dit gebied in een weinig van de volwassen toestand verschillende groepeering zullen aantreffen.

Terwille van de overzichtelijkheid zullen wij evenwel nà de bespreking van embryo BBB een groote samenvatting geven van het tot dan toe behandelde en ons afvragen welke vraagstellingen dan nog op een antwoord wachten, om daarnaar onze verdere bespreking in te deelen.

Embryo N.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 13 mm.
Reconstructienummer VI.
Microfoto's no. 24 t/m. 27.

Fig. VIa vertoont de dubbelzijdige gereconstrueerde kieuwdarm van de ventrale zijde gezien. In de bovenzijde van de afbeelding zien wij de voor- en de achterwand hiervan, met daartusschen het lumen van de kieuwdarm.

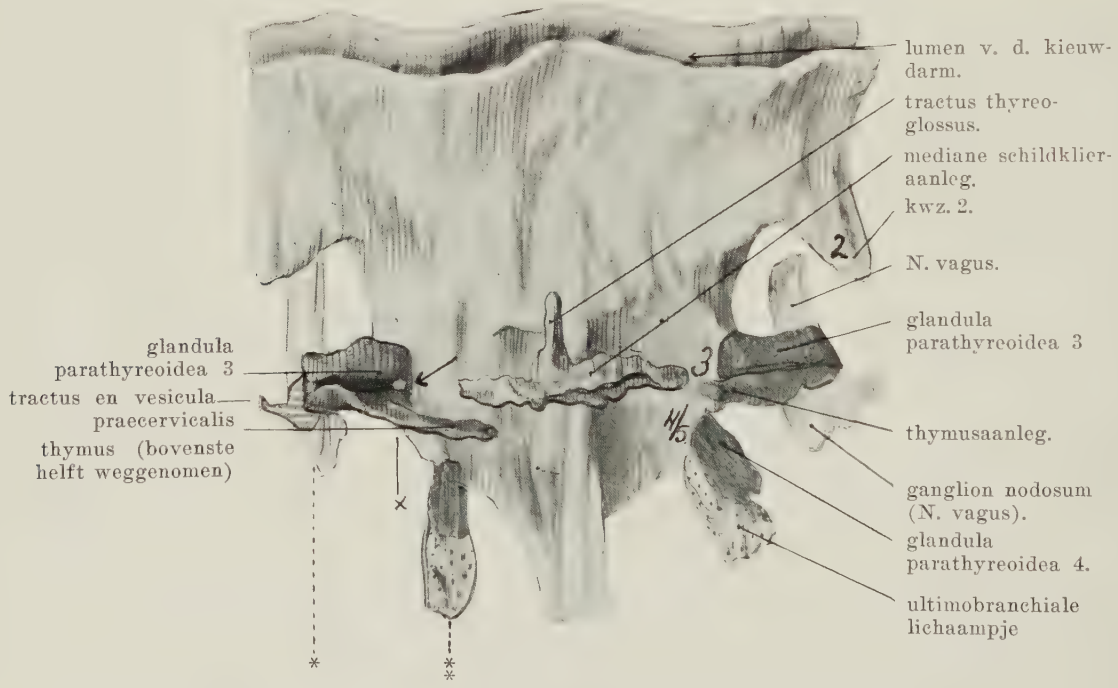


Fig. VIa.
Dubbelzijdige reconstructie van de kieuwdarm met de mediane schildklieraanleg, de ultimobranchiale lichaampjes, thymus en de glandulae parathyreoideae 3 en 4.
66 × ware grootte.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Gezien van ventraal.

Tweede inwendige kieuwzakje.

In caudale richting de afbeelding vervolgend, bemerken wij links en rechts het tweede inwendige kieuwzakje. Caudaal hiervan versmalt de kieuwdarm zich aanzienlijk, iets wat hij (men zie onze inleiding tot hoofdstuk I) trouwens van craniaal naar caudaal regelmatig doet. Zoo is de onderlinge afstand van kwz. 1 links en rechts het grootste, dan volgt die tusschen kwz. 2 van links en rechts enz. In het niveau, dat wij met het cijfer 3 aangaven (niveau van kwz. 3) zien wij een reeks van structuren liggen. Om te beginnen de *mediane schildklieraanleg,* die zich aan ons vertoont in de vorm van een gebogen plaat (concaviteit naar caudaal), welke loodrecht staat op de lengterichting van de kieuwdarm. Naar craniaal bezit deze plaat een massieve uitlooper (tractus thyreoglossus), die ons nog de weg aanwijst, welke de mediane schildklieraanleg gedurende de descensus tot nu toe doorloopen heeft. Iets aboraal van kwz. 1 gelegen (embryo OO 5 mm. kopstuitlengte), had de mediane schildklieraanleg bij een embryo van 11 mm. kopstuitlengte (embryo L) het niveau van kwz. 2 bereikt en thans bij een embryo van 13 mm. kopstuitlengte vinden wij hem reeds op het niveau van kwz. 3. Pas wanneer de mediane schildklieraanleg het niveau van het caudale complex bereikt heeft, is zijn descensus voltooid en kan hij versmelten met de derivaten van het caudale complex. (Zie embryo S.).

Derde inwendige kieuwzakje.

Links en rechts van de mediane schildklieraanleg treffen wij de structuren aan, die ontstaan zijn uit de wand van het derde inwendige kieuwzakje, n.l.

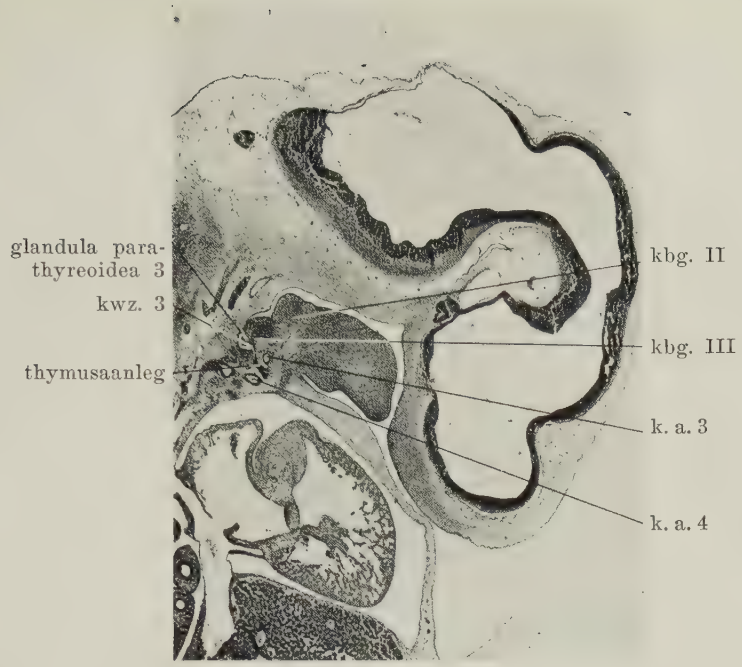
a. de glandulae parathyreoideae 3,
b. de aanleg van de beide thymusstrengen.

De aanleg van de onder sub a. genoemde klieren bespraken wij reeds bij embryo L. (microfoto no. 18 en 19) en embryo YY (microfoto no. 22 en 23). Bij het laatst genoemde embryo bespraken wij hoe de grootste massa van de gl. pth. 3 lateraal lag van het vlak waar het lumen van kwz. 3 samenhing met dat van de kieuwdarm. Deze communicatieopening (die in onze Fig. VIa slecht zichtbaar is) gaven wij met een pijl aan bij de linker gl. pth. 3. Het lumen van het derde inwendige kieuwzakje, dat lateraal ligt van deze communicatieopening, zien wij in onze afbeelding als een donkere streep onder de gl. pth. 3. Wij zien hoe dit spleetvormige lumen aan de onderzijde begrensd wordt door een breede weefselplaat, die zich geleidelijk in mediale richting gaat versmallen. Deze gootvormige streng is de thymusaanleg. Wij hebben nu evenwel de bovenwand van deze streng weggesneden, om er duidelijk het lumen in te kunnen toonen. Hoe is het verloop van het lumen van het oorspronkelijke derde inwendige kieuwzakje dus in werkelijkheid? Wij beginnen op het punt waar dit lumen samenhangt met dat van de kieuwdarm (zie pijl).

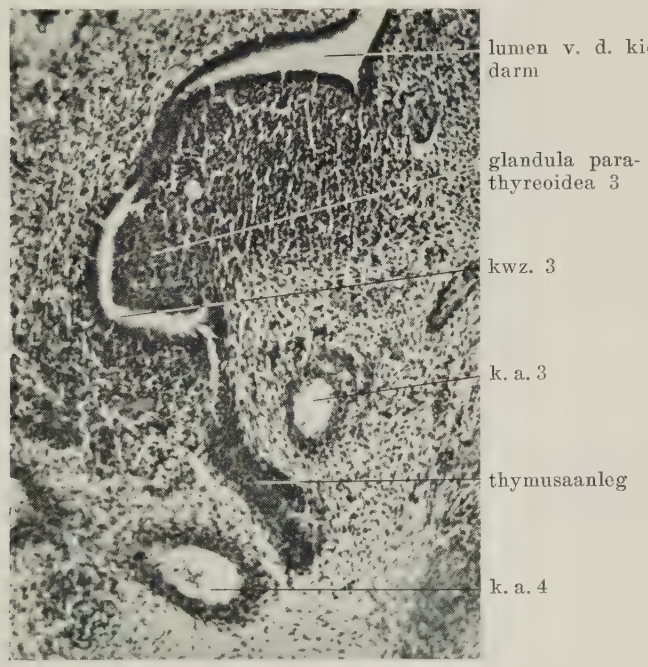
Wij zien dan hoe dit lumen zich ten eerste als een spleet naar dorsaal onder de gl. pth. 3 uitbreidt en vervolgens naar ventromediaal in een dun rond lumen uitloopt. De wand nu van dit laatst genoemde deel van het lumen van het oorspronkelijke kwz. 3 vormt de thymusaanleg.

Om het zoo juist beschrevene te verduidelijken lasschen wij even de bespreking in van een tweetal microfoto's (no. 24 en 25), die juist een coupe weergeven, waarin zoowel de samenhang van kwz. 3 met de kieuwdarm werd getroffen, als de derivaten van de wand van dit kieuwzakje.

Het vlak, waarvan deze microfoto's een afbeelding geven, gaven wij in de Fig. VIa aan met een verticale lijn, die naar onder eindigt in een kruisje.



Microfoto no. 24. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Glas 5: bovenste rij — 8ste coupe van links.



Microfoto no. 25. Paramediane coupe. Vergrooting 136 ×.
Kwz. 3 met beginnende thymusvorming en de glandula parathyreoidea 3.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Glas 5: bovenste rij — 8ste coupe van links.

Indien wij ons in microfoto no. 24 oriënteeren dan zien wij het lumen van de kieuwdarm en hoe dit naar caudaal in een fijne punt dood loopt. Bezien wij deze punt evenwel vergroot in microfoto no. 25, dan blijkt het epitheel van de dorsale en de ventrale kieuwdarmwand in de vorm van twee tegen elkaar aan gelegen epitheelstrengen door te loopen, totdat wat verderop deze beide epitheelstrengen weer een sterk gekromd lumen gaan begrenzen. De vorm van dit lumen komt ons bekend voor (herinneren wij ons slechts de microfoto's no. 21 en 23). Het is het typische lumen van kwz. 3. Uit de craniale wand hiervan zien wij de gl. pth. 3 zich ontwikkelen. Iets nieuws is evenwel, dat dit lumen met een lichte knik zich naar ventraal voortzet, m. a. w. zich ventraalwaarts verlengd heeft. Iets verder ventraal zien wij een breede band van epitheelcellen. In aangrenzende mediale coupes bleek het laatst genoemde lumen zich ook voort te zetten in deze epitheelstrook. Welnu, dat is het buisvormige lumen, dat wij links in Fig. VIa lieten zien. (Zie ook Fig. VIb).

Resumeerend stellen wij dus vast, dat bij een embryo van 13 mm. kopstuitlengte zich uit het derde inwendige kieuwzakje een ventromediaalwaarts gerichte uitlooper heeft ontwikkeld. Deze uitlooper is de thymusaanleg.

Wanneer wij teruggaan tot Fig. VIa bemerken wij dorsolateraal van de derivaten van het derde inwendige kieuwzakje de N. vagus, het ganglion nodosum en de vesicula praecervicalis (horizontaal gestreept aangegeven).

In Fig. VIb zullen wij dit gebied van lateraal eens nader bekijken. Het vlak waar wij dan tegen aan zien, is in Fig. VIa met een lijn, die naar onder in één sterretje eindigt, aangegeven.

Caudale complex.

In onze Fig. VIa zien wij in het niveau, dat met de cijfers 4/5 is aangegeven, het linker en rechter caudale complex. Blijkbaar hebben zich uit de wand hiervan een tweetal soorten weefsel ontwikkeld, n.l.

a. de glandulae parathyreoideae 4,
b. de ultimobranchiale lichaampjes (gepuncteerd aangegeven).

Om na te gaan uit welke deelen van de wand van het caudale complex deze orgaantjes zijn ontstaan, geven wij van deze laatste in Fig. VIb een sagittale doorsnede, die gelegen is in het vlak, dat wij met de lijn (**) in Fig. VIa aangaven.

Fig. VIb. Vesicula praecervicalis.

De vesicula praecervicalis treffen wij wederom aan in

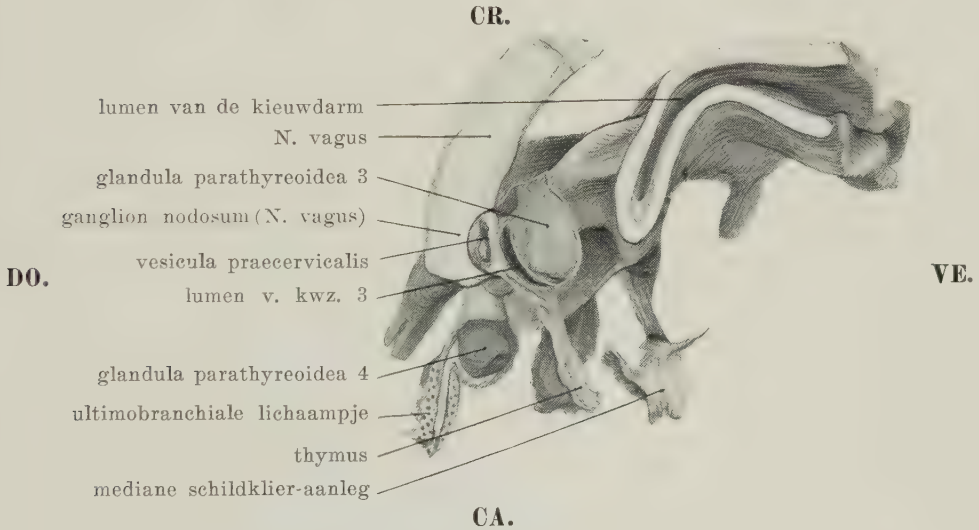


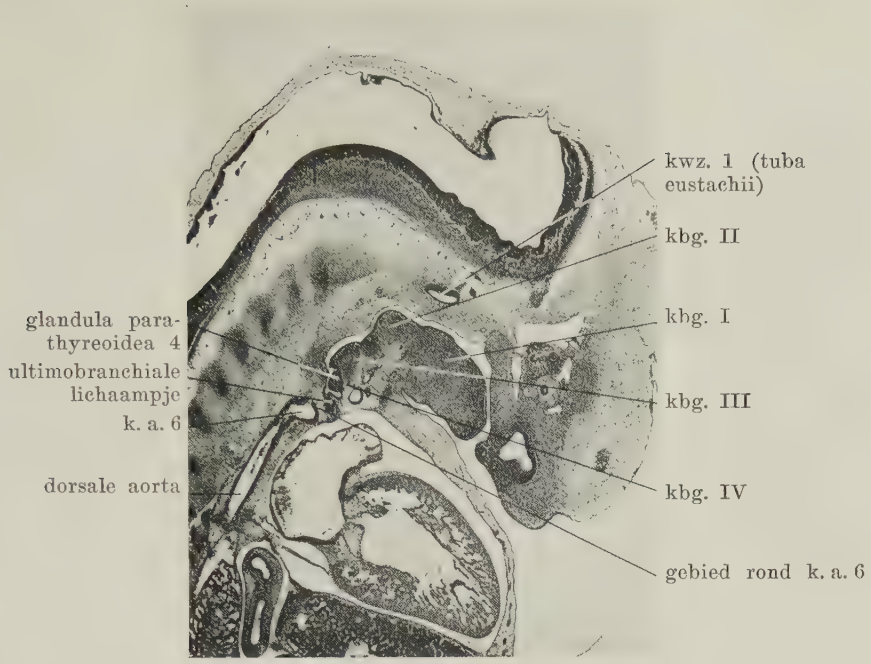
Fig. VIb.
Hetzelfde model als in Fig. VIa, thans van lateraal gezien.
Dubbelzijdige reconstructie van de kieuwdarm met zijn derivaten.
66 × ware grootte.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Van lateraal gezien.

zijn typische ligging dorsolateraal van kwz. 3 en als het ware ingebed in het ganglion nodosum. (De bovenwand van dit blaasje is verwijderd, zoodat het aanwezige lumen hierin zichtbaar is). Wanneer straks bij een iets grooter embryo (embryo S. 14 mm. kopstuitlengte) de gl. pth. 3 en de zich naar caudaal verlengende thymusstreng zich als één geheel van de kieuwdarm gaan afsnoeren, blijft de ligging van de vesicula praecervicalis ten opzichte van genoemde klieren gehandhaafd.. Dan zullen wij aan het craniale einde van de thymus, zoowel de gl. pth. 3 als de vesicula praecervicalis in het ganglion nodosum ingebed, kunnen terugvinden.

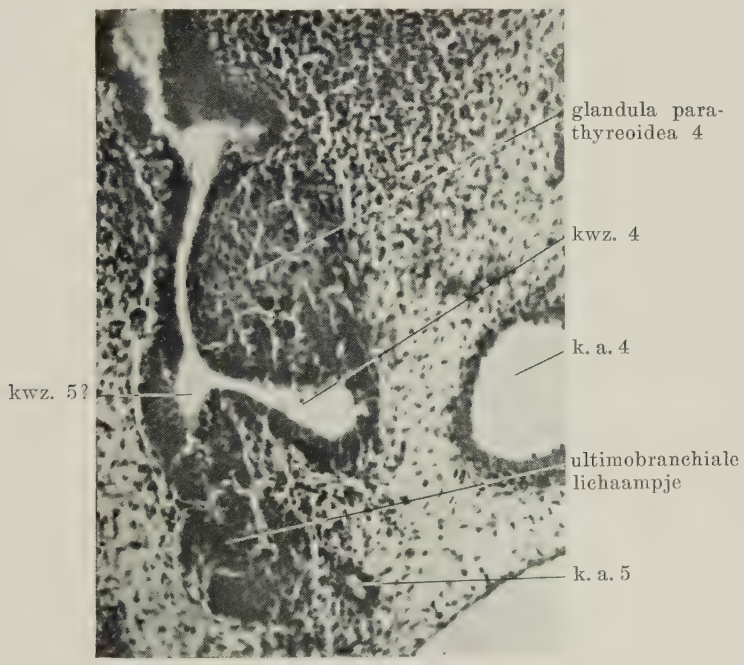
Caudale complex.

Ook het caudale complex vinden wij in deze laterale aanblik terug, maar in zoodanige vorm, dat wij kunnen vaststellen, hoe de twee beenen van het lumen van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje hier nog duidelijk te herkennen zijn. (Van het caudale complex werd in de afbeelding VIa zooveel weggesneden, dat er slechts een sagittale schijf overbleef, die gelegen was in het vlak, dat wij in Fig. VIa met de pijl (**) aanduidden.

Daar de nog bestaande communicatie met het kieuwdarmlumen hierin niet kon worden getoond, geven wij in de microfoto's no. 26 en 27 juist de coupe weer, waarin dit wel het geval is. Stellen wij tenslotte nog even vast, hoe in Fig. VIb uit de craniale wand van het caudale complex de gl. pth. 4 ontstaat, waarbij wij speciaal de aandacht willen vestigen op de groote overeenkomst, die er bestaat in de plaats van aanleg van gl. pth. 3 en 4. De wand van het caudale been van dit caudale complex is sterk geprolifereerd (gepuncteerd aangegeven). Dit is het z.g. ultimobranchiale lichaampje dat ons later zal bezig houden met de vraag of het in staat is om schildklierweefsel te vormen.



Microfoto no. 26. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Glas 5: tweede rij van boven — 6de coupe van links.



Microfoto no. 27. Paramediane coupe. Kwz. 4 en kwz. 5 met glandula parathyreoidea 4, voorts k.a. 5. Vergrooting 248 ×.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Glas 5: tweede rij van boven — 6de coupe van links.

MICROFOTO'S No. 26 en 27.

Caudale complex.

In de microfoto no. 26 herkennen wij onmiddellijk het lumen van de kieuwdarm, dat naar caudaal in een L-vormig aanhangsel blijkt te eindigen. Bezien wij dit laatste nader in microfoto no. 27, dan treffen wij nog juist de samenhang van dit L-vormige lumen met dat van de kieuwdarm (boven in de afbeelding). Deze L-vorm, van wat dan toch het caudale complex moet zijn, is slechts schijn. Immers in het verlengde van het verticale been van deze L., zien wij een breede plaat van epitheelcellen. Aangrenzende coupes leerden ons hoe het lumen van het verticale been van de L. zich hierin voortzet, zoodat wij dan de voor het caudale complex zoo typeerende ypsilonvorm aantreffen. Daar tegenover stond dat in laatst bedoelde coupes de samenhang met het kieuwdarmlumen niet aanwezig was. Dit alles wetende kost het ons geen moeite om in deze microfoto no. 27 ons te oriënteeren, wanneer wij haar vergelijken met Fig. VIb. Wij zien hoe uit de craniale wand van de gemeenschappelijke steel (ductus pharyngobranchialis communis 4 + 5?) en het craniale been van het caudale complex de gl. parathyreoidea 4 ontstaat. Eén enkele blik ter vergelijking met microfoto no. 19, toont ons de volkomen histologische gelijkheid met de gl. parathyreoideae 3.

De aangesneden wand van het caudale been van het caudale complex (waarin enkele coupes verder een lumen aanwezig bleek te zijn) vertegenwoordigt dan het ultimobranchiale lichaampje.

Dat er uit kwz. 4 resp. de wand van het caudale complex een derde soort weefsel i. c. thymusaanleg ontstaat, moeten wij ontkennen.

(Vraagstelling No. VII).

Tenslotte willen wij nog even wijzen op de aanwezigheid van de vijfde kieuwarterie tusschen de beide beenen van het caudale complex.

Bij de bespreking van embryo YY vermeldden wij het feit, hoe de vesicula praecervicalis gedurende eenige tijd na zijn afsnoering van kwz. 3′ met deze nog via een epitheliale streng verbonden bleef. Slechts in één van onze talrijke seriën schapenembryonen, waren wij in staat deze streng, die men tractus praecervicalis zou kunnen noemen, aan te toonen en wel in het zoo juist beschreven embryo N. In Fig. VIa zagen wij links in de afbeelding de ves. praec. zich juist nog even lateraalwaarts voortzetten in een kort strengetje.

Bekijken wij thans Fig. VIc, waarin de kieuwdarm eenzijdig is gereconstrueerd en tevens een deel van de

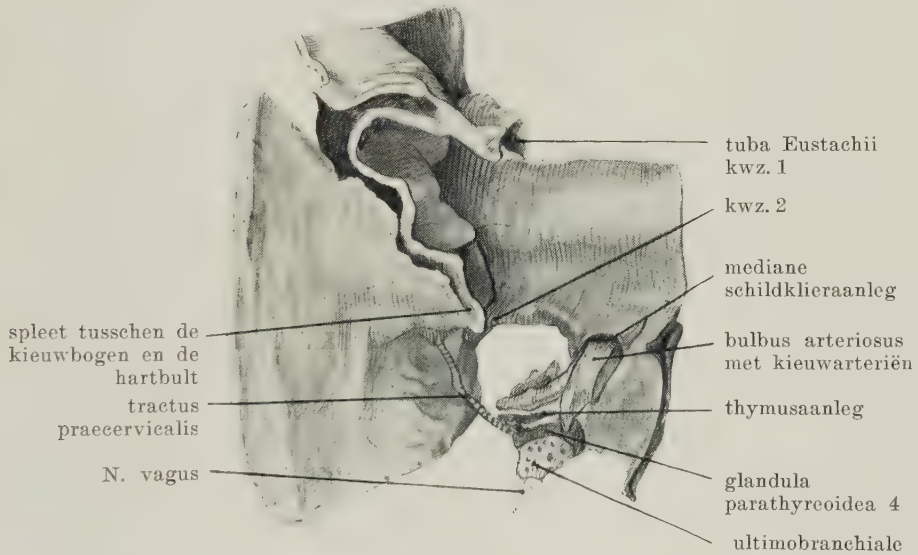


Fig. VIc.

Eenzijdige reconstructie van de kieuwdarm en zijn derivaten. Tevens een deel van het kieuwarteriestelsel en een deel van de lichaamswand.
33 × ware grootte.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Gezien van ventraal.

lichaamswand wordt weergegeven. Wij zien hoe er een strengetje van de lichaamswand (dit strengetje is gestreept aangeduid) naar de kieuwdarm verloopt en deze laatste juist daar bereikt, waar de thymusstreng uit kwz. 3 ontspringt. In Fig. VId zien wij dit duidelijker).

Nu bleek evenwel uit deze reconstructie hoe er vanuit dezelfde plaats op de lichaamswand waar de tractus prae-

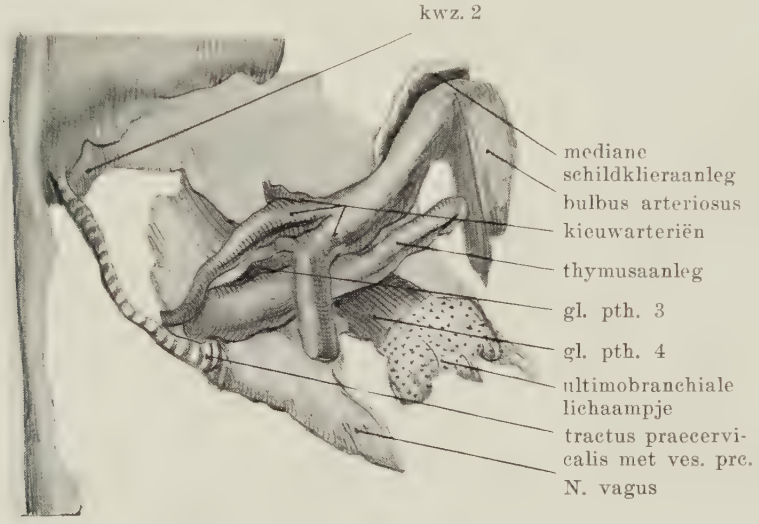


Fig. VId.
Eenzijdige reconstructie van de kieuwdarm en zijn derivaten. Tevens een deel van het kieuwarteriestelsel en de lichaamswand.
66 × ware grootte.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.
Gezien vanuit lateroventraal.

cervicalis ontsprong, een tweede strengetje zijn oorsprong nam, dat in een iets meer mediaal gelegen vlak vastzat aan het tweede inwendige kieuwzakje. Nemen wij nu eens een oogenblik aan, dat dit laatste strengetje kwz. 2 met het „correspondeerende'' tweede uitwendige kieuwzakje verbindt, dan worden wij wel gedwongen tot de veronderstelling, dat kwz. 2′ en kwz. 3′ aan het lichaamsoppervlak tot één groeve versmolten zijn met het noodzakelijk gevolg, dat dan ook de derde kieuwboog aan het lichaamsoppervlak moet

verdwenen zijn. Inderdaad blijkt deze veronderstelling gewettigd te zijn.

In Fig. VIe, waarin wij de in Fig. VIc en VId aanwezige lichaamswand van lateraal bezien, kunnen wij geen derde kieuwboog meer aantoonen.

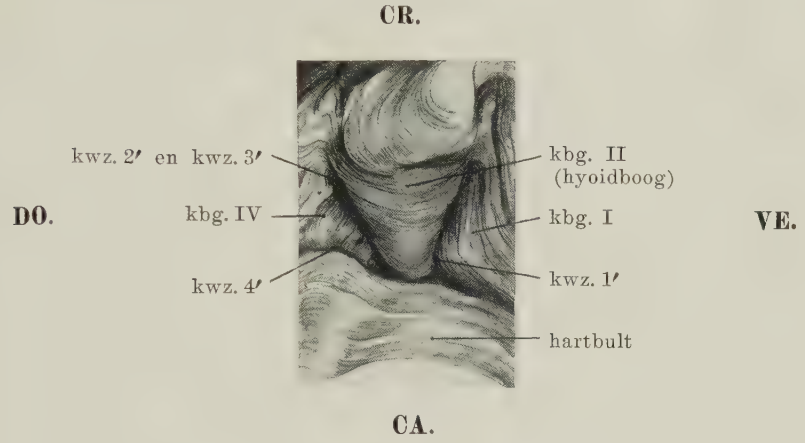


Fig. VIe.
De lichaamswand uit de Fig. VIe en d van lateraal gezien.
33 × ware grootte.
Embryo N. Ovis Aries. Kopstuitlengte 13 mm.

De mandibulair- en de hyoidboog konden n.l. aan de hand van een totaal reconstructie van de kop van ditzelfde embryo geidentificeerd worden.

In Fig. VIe wordt de hyoidboog naar caudodorsaal begrensd door de groeve, vanwaar naar binnen de streng naar kwz. 2 en de tractus praecervicalis ontspringen. Gezien het feit, dat (zooals bekend) de ves. respectievelijk de tractus preacervicalis ontstonden door afsnoering van het derde uitwendige kieuwzakje, beantwoordt deze groeve caudodorsaal van de hyoidboog zeker aan het derde uitwendige kieuwzakje. Dan spreekt het vanzelf dat wij de kieuwboog caudaal van deze groeve als de vierde kieuwboog moeten beschouwen.

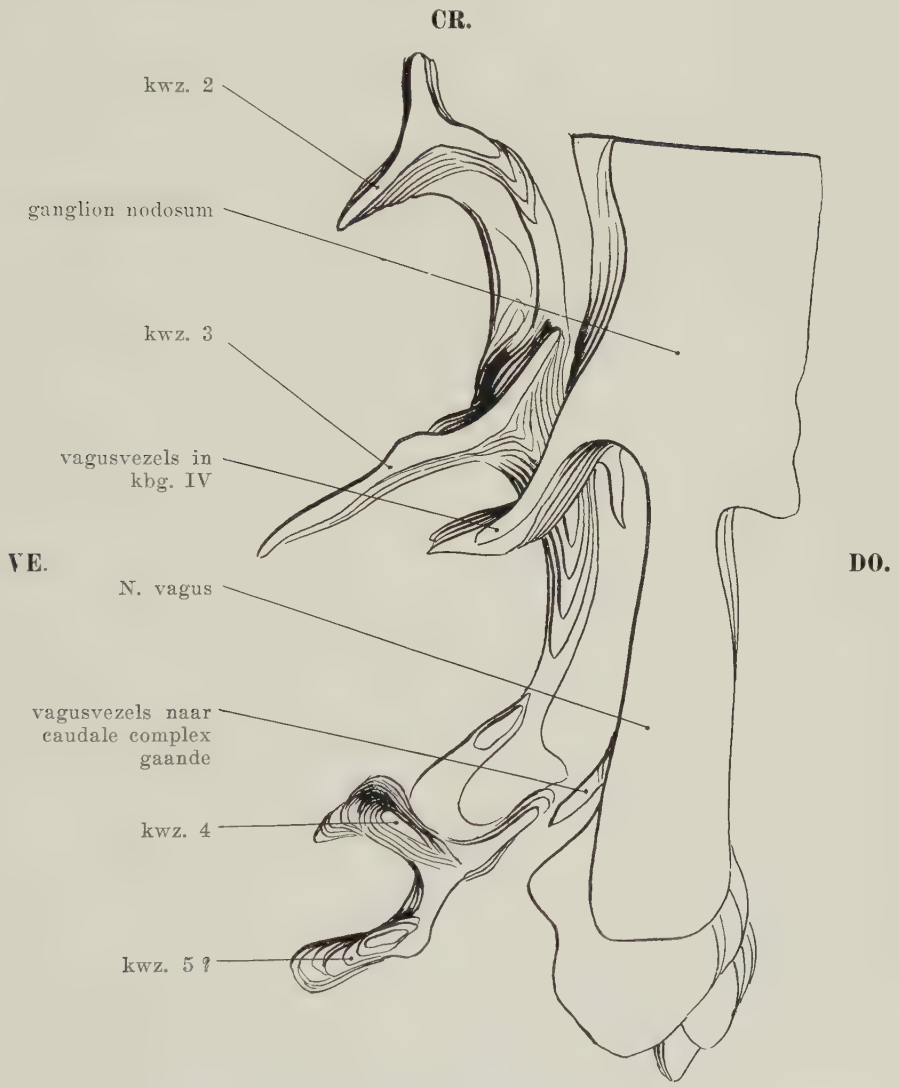
Met de vaststelling van dit „verzinkingsproces" van de derde kieuwboog behoeven wij nog niet te tornen aan de bewering, dat het operculum (caudale vergroote rand van de hyoidboog) de sinus praecervicalis aan ons oog onttrekt, doch wel zouden wij er aan willen toevoegen: „nadat de derde (en op een later tijdstip ook de vierde?) kieuwboog naar binnen zijn gedrongen".

Tenslotte willen wij onze vraagstelling no. II als volgt beantwoorden:

De opvatting, dat de z.g. vesicula praecervicalis beantwoordt aan de ruimte, die van de buitenwereld wordt afgesloten wanneer het operculum van de hyoidboog de sinus praecervicalis overgroeit en aldus aan ons oog onttrekt en dan gelegen is tusschen dit operculum en de bodem van de sinus praecervicalis, kan bij schapenembryonen niet worden aanvaard.

De vesicula praecervicalis ontstaat — door afsnoering bij een schapenembryo van ± 12 mm. kopstuitlengte — van het diepste deel (van buitenaf gerekend) van het derde uitwendige kieuwzakje.

Embryo BBB.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 13½ mm.
Glas 7. Middelste rij coupes.



Schema naar een reconstructie vervaardigd.

Embryo BBB.
Snijrichting sagittaal.
Kopstuitlengte 13½ mm.

Voor de laatste maal willen wij de hand van embryo BBB het aantal kieuwbogen en inwendige kieuwzakjes bespreken. Wij zagen, hoe de ventrale wand van het vierde inwendige kieuwzakje bij embryo OO werd ingedeukt, zoodat de vorm van dit kieuwzakje ging gelijken op een ypsilon (embryo C en embryo L). De vraag was nu of deze beide étages van het oorspronkelijke vierde inwendige kieuwzakje als afzonderlijke kieuwzakjes, n.l. resp. kwz. 4 (in engere zin) en kwz. 5 beschouwd mochten worden.

Dit kon evenwel pas het geval zijn als wij in het driehoekige stukje weefsel, tusschen kwz. 4 en kwz. 5? in, een arterie als onderdeel van het kieuwarteriestelsel en een innerveerende zenuw konden aantoonen.

Bij embryo L toonden wij deze arterie (ka. 5) reeds aan. (Aan de overige eischen, die wij in onze definitie stelden is voldaan).

Bij het thans te bespreken embryo BBB zullen wij nagaan of er ook een zenuw aanwezig is. In bovenstaand schema zien wij het lumen van de kieuwdarm met zijn 2de en 3de inwendige kieuwzakje en het caudale complex.

Wij merken op, hoe er vagusvezels naar de vierde kieuwboog verloopen om daar te eindigen. De vraag was nu of de N. vagus ook een zenuwbundel zond naar het driehoekige gebied, dat gelegen is tusschen de beide beenen van het caudale complex, die wij hier met kwz. 4 en kwz. 5? aangegeven hebben.

Inderdaad bleek er vanuit de hoofdstam van de N. vagus een klein bundeltje zenuwvezels af te splitsen. Dit bundeltje

kon juist tot aan de plaats, waar de ductus pharyngobranchialis communis 4 + 5? contact kreeg met het lumen van de kieuwdarm, vervolgd worden. Zooals uit ons schema blijkt, loopt dit bundeltje juist in de richting van het driehoekige stukje weefsel tusschen kwz. 4 en kwz. 5?

Vermoedelijk zou, bij een daartoe geschikte kleuring, dit bundeltje misschien wel geheel te vervolgen zijn geweest tot in bedoeld gebied.

Vraagstelling no. I zouden wij, het bovenstaande in aanmerking genomen, als volgt willen beantwoorden:

Het feit, dat in dit driehoekige gebied een arterie (ka. 5) aanwezig is, gevoegd bij dat van de aanwezigheid van bovengenoemd zenuwbundeltje, pleit o.i. sterk voor de opvatting, dat men dit driehoekige gebied als kbg. V (zij het dan dat deze zich niet verder ontwikkelt) mag beschouwen en dientengevolge ook het orale en het aborale been van het caudale complex resp. als kwz. 4 (in engere zin) en kwz. 5 mag betitelen.

Aan alle overige eischen, die wij per definitie aan een kieuwboog en een inwendig kieuwzakje stelden, is voldaan. (Men zie daartoe het onder „Definities" vermelde aan het begin van dit hoofdstuk).

Desondanks geven wij de voorkeur aan de naam van caudale complex (T a n d l e r 1909) voor het geheel van de ductus pharyngobranchialis communis 4 + 5, kwz. 4 en kwz. 5 en wel vanwege het feit, dat alle genoemde deelen van het caudale complex zich als één geheel van de kieuwdarm afsnoeren en ook de derivaten van dit complex (het ultimobranchiale lichaampje en de glandula parathyreoidea 4) gedurende de geheele verdere ontwikkeling in nauwe samenhang blijken te blijven.

Samenvatting van deel I: de kieuwdarm.

I. Aan het lichaamsoppervlak.

Maximaal werden vier uitwendig zichtbare kieuwbogen aangetroffen, resp. de mandibulairboog (kbg. I), de hyoidboog (kbg. II), de derde kieuwboog (kbg. III) en de vierde kieuwboog (kbg. IV).

Kbg. III en kbg. IV bleven klein vergeleken bij kbg. I en kbg. II.

Eenzelfde aantal uitwendige kieuwzakjes werd gevonden.

De sinus praecervicalis bestond uit: kwz. 2′, kbg. III, kwz. 3′, kbg. IV en kwz. 4′. Het diepste deel van het derde uitwendige kieuwzakje snoerde zich bij een embryo van ± 12 mm. kopstuitlengte af en werd tot een blaasje: de vesicula praecervicalis (embryo YY). Via een epitheelstreng (tractus praecervicalis) bleef het eenige tijd in contact met kwz. 3′.

In verband met de opercularisatie van de sinus praecervicalis werd op het feit gewezen, dat de derde kieuwboog „verzonk".

II. Inwendig aspect.

a. Maximaal promineerden in het lumen van de kieuwdarm vijf kieuwbogen, waarvan kbg. V zich het laatste ontwikkelde en een rudimentair karakter bleef behouden.
b. Maximaal werden vijf inwendige kieuwzakjes aangetroffen, waarvan het 1ste, 2de en 3de zelfstandig communiceerden met het lumen van de kieuwdarm, terwijl

het 4de en 5de inwendige kieuwzakje via een gemeenschappelijke steel (de ductus pharyngobranchialis communis 4 + 5) met het lumen van de kieuwdarm samenhingen. (Zie voor de derivaten van de inwendige kieuwzakjes het onder de letter f vermelde).

c. Bij verschillende embryonen werd een open samenhang tusschen kwz. 2 en kwz. 2′ aangetroffen.

d. De mediane schildklieraanleg was aanwezig in ons kleinste embryo OO van 5 mm. kopstuitlengte in de vorm van een klein mediaan putje gelegen in de area interbranchialis, iets aboraal van het niveau van kwz. 1. Dit putje werd bij een embryo van 7 mm. kopstuitlengte tot een blaasje, dat vervolgens in gezelschap van de bulbus arteriosus descendeerde.

Bij een embryo van 11 mm. kopstuitlengte had dit ongeveer ronde blaasje zich tot een klein naar caudaal concaaf gebogen plaatje ontwikkeld.

Bij een embryo van 13 mm. kopstuitlengte groeide dit zoo juist genoemde plaatje uit tot een breede dunne naar caudaal concave plaat, die reeds tot in het niveau van kwz. 3 afgedaald was.

e. De epitheelwand van de mediane schildklieraanleg bestond bij een embryo van 5 mm. kopstuitlengte uit verschillende lagen epitheelcellen, waarvan de kernen in meerdere niveaux aan de periferie gerangschikt waren.

Bij een embryo van 7 mm. kopstuitlengte begrensden deze cellen een klein lumen. Wederom lagen de kernen hier aan de periferie.

Bij een embryo van 11 mm. kopstuitlengte bleek de mediane schildklieraanleg opgebouwd te zijn uit enkele lagen epitheelcellen, waarvan het meerendeel der kernen aan de periferie gelegen was.

In alle stadia was er een scherpe grens tusschen de mediane schildklieraanleg en het omringende mesenchym.

f. Bij embryonen van 5, 7 en 9 mm. kopstuitlengte bestond de wand van het derde inwendige kieuwzakje uit vele lagen epitheelcellen, waarvan de kernen diffuus in de geheele dikte van het epitheel verspreid lagen.

Bij een embryo van 11 mm. kopstuitlengte ontstond uit de craniale wand van het dorsale deel van kwz. 3 de glandula parathyreoidea 3.

(Vraagstelling No. V).

Bij een embryo van 13 mm. kopstuitlengte had zich uit het derde inwendige kieuwzakje een ventraalwaarts gerichte, holle uitlooper ontwikkeld, waarin wij de thymusaanleg herkenden.

(Voor de histologische bouw van gl. pth. en thymus zie men deel II van dit hoofdstuk).

De vesicula praecervicalis legde zich dorsocraniaal van de derivaten van kwz. 3.

Bij embryonen van 5, 7, 9 en 11 mm. kopstuitlengte bestond de wand van het vierde inwendige kieuwzakje resp. caudale complex uit vele lagen epitheelcellen, waarvan de kernen eveneens diffuus in de geheele dikte van het epitheel verspreid lagen.

Bij een embryo van 13 mm. kopstuitlengte ontwikkelde zich uit de craniale wand van de ductus pharyngobranchialis communis 4 + 5 en de craniale wand van kwz. 4 de glandula parathyreoidea 4.

(Vraagstelling No. V).

De wand rond het lumen van kwz. 5 prolifereerde sterk en vormde het ultimobranchiale lichaampje.

g. Nimmer waren wij in staat een duidelijk onderscheid aan te geven tusschen de cellen van de mediane schildklieraanleg en die van de wand van kwz. 5 en resp. het ultimobranchiale lichaampje.

h. Bij een embryo van 11 mm. kopstuitlengte toonden wij een vijfde kieuwarterie aan bij een totaal aantal van zes kieuwarterieën. Wij beschreven de vijfde kieuwarterie als een vat, dat ontsprong uit ka. 6 en dat in laatst genoemd vat ook weer uitmondde.
Van de N. vagus splitste zich een klein bundeltje af, dat gericht was naar de vijfde kieuwboog.

i. De cellen, waaruit de wand van de vesicula praecervicalis was opgebouwd, verschilde weinig van die van de aborale wand van het derde inwendige kieuwzakje resp. de ventrale uitlooper hiervan, waaruit de thymus ontstond.

DEEL II.

DE DERIVATEN VAN DE INWENDIGE KIEUWZAKJES.

In deel I van dit hoofdstuk hebben wij de ontwikkeling van de kieuwdarm nagegaan. Wij besloten dat deel met embryo N., waarin wij alle derivaten van de inwendige kieuwzakjes met de vesiculae praecervicales nog in nauwe samenhang met de kieuwdarm aantroffen. Bij een iets grooter embryo blijken deze derivaten zich op een bepaalde wijze van de kieuwdarm af te snoeren en wel zoodanig, dat de derivaten van het derde inwendige kieuwzakje (gl. pth. 3 en de thymus) met de vesicula praecervicalis één geheel blijven vormen evenals dat het geval is voor wat het die van het caudale complex (gl. pth. 4 en het ultimobranchialex lichaampje) betreft. Wij leerden nu dat zoowel in de thymus als in het ultimobranchiale lichaampje een lumen aanwezig was. Hoe eigenlijk deze twee organen hun ontstaan dankten aan een wandproliferatie rondom een buisvormig lumen (d.i. lumen van een kieuwzakje). Welnu, zoowel het lumen in de thymusaanleg als dat in het ultimobranchiale lichaampje handhaven zich nog eenige tijd nà de afsnoering.

Speciaal het lumen in het ultimobranchiale lichaampje zal ons belangrijke diensten bewijzen, wanneer wij later het weefsel van het ultimobranchiale lichaampje als zoodanig willen identificeeren.

In dit deel II zullen wij eerst de ligging van de derivaten van de inwendige kieuwzakjes na hun afsnoering van de kieuwdarm bespreken.

Voor wij evenwel de reconstructie gaan bespreken, waarin wij deze ligging kunnen vaststellen, moeten wij op enkele veranderingen, die optreden in de periode tusschen embryo N (13 mm .kopstuitlengte) en embryo S (ruim 14 mm. kopstuitlengte), de aandacht vestigen.

De thymus is n.l. in deze periode in de vorm van een lange streng sterk naar caudaal uitgegroeid en heeft daarbij het niveau van de schildklier gepasseerd. Aan het craniale einde van deze thymusstrengen (die ver craniaal boven de schildklier liggen) vinden wij de glandulae parathyreoideae 3 en onmiddellijk dorsaal van craniale thymuseinde en gl. pth. 3 de beide vesiculae praecervicales.

Het afgesnoerde lumen, afkomstig van kwz. 3, handhaaft zich vooral in het craniale deel van de thymus gedurende lange tijd.

Een tweede belangrijke verandering bestaat in de versmelting van de derivaten van de beide caudale complexen met de mediane schildklieraanleg, welke laatste daartoe tot op het niveau van de beide eersten is afgedaald. Denken wij ons in Fig. VIa de mediane schildklieraanleg verder gedescendeerd dan kunnen wij ons voorstellen, hoe links en rechts de derivaten van de caudale complexen zich vlijen in de dorsale concave zijde van de mediane schildklieraanleg (zie Fig. VIIb).

Bekijken wij thans Fig. VIIa. In de mediaanlijn treffen wij de oesophagus en de trachea aan. Links en rechts bevinden zich de thymusstrengen, die craniaal van het versmeltingsproduct van de mediane schildklieraanleg en de derivaten van het caudale complex beginnend, zich (terwijl zij daarbij convergeeren) tot caudaal van de arcus aortae voortzetten. Aan het craniale einde van beide thymusstrengen bemerken wij de glandulae parathyreoideae 3. Links in de afbeelding hebben wij het bovenste deel van de gl. pth. 3 en de thymusstreng verwijderd, waardoor het

lumen van de laatste zichtbaar werd. Dorsaal hiervan ligt, in het ganglion nodosum ingebed, de vesicula praecervicalis.

De mediane schildklieraanleg ligt als een hoefijzer rond de trachea en wij zien hoe links en rechts de derivaten van de caudale complexen reeds met de mediane schildklieraanleg aan het versmelten zijn. (Uit deze afbeelding blijkt inmiddels duidelijk, hoe inderdaad de derivaten van het derde inwendige kieuwzakje en die van het caudale complex

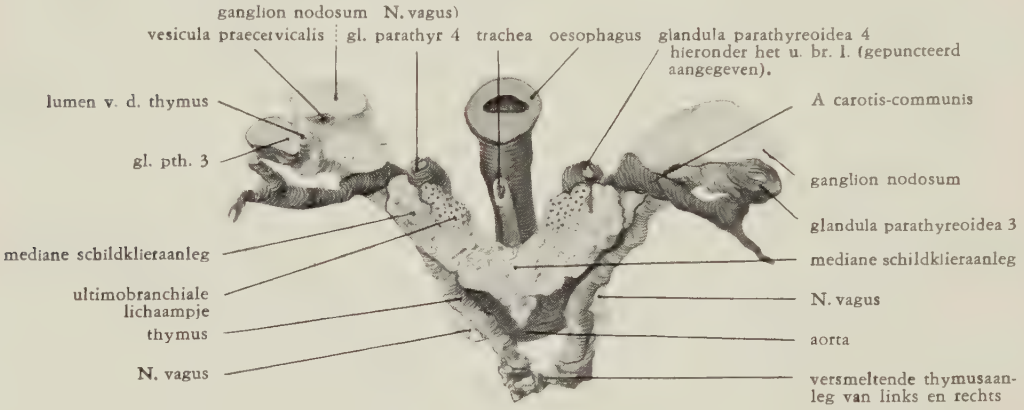


Fig. VIIa.

Dubbelzijdige reconstructie van de mediane schildklieraanleg, de ultimobranchiale lichaampjes, de glandulae parathyreoideae 3 en 4 en de thymus. Tevens de slokdarm, de luchtweg, vaten en de N. vagus met zijn ganglion nodosum, waarin de vesicula praecervicalis.

Embryo U. Ovis Aries. Kopstuitlengte 21 mm.

33 × ware grootte.

Van ventrocraniaal gezien.

ook nà hun afsnoering in hun genetische samenhang blijven volharden).

In Fig. VIIb zien wij de versmelting van de mediane schildklieraanleg met de derivaten van de caudale complexen duidelijker. Het valt ons niet moeilijk onmiddellijk de ultimobranchiale lichaampjes en de glandulae parathyreoideae 4 te herkennen en wij constateeren hoe de mediane schildklieraanleg reeds neiging vertoont deze orgaantjes te gaan omgroeien. Later zullen wij zien hoe deze insluiting door

weefsel afkomstig van de mediane schildklieraanleg voor zoover het de ultimobranchiale lichaampjes betreft, vol-

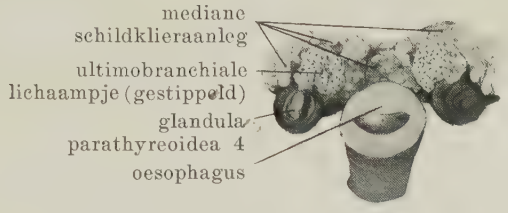


Fig. VIIb.
Dubbelzijdige reconstructie. De mediane schildklieraanleg met de ultimobranchiale lichaampjes en de glandulae parathyreoideae 4. Voorts de slokdarm.
33 × ware grootte.
Embryo U. Ovis Aries. Kopstuitlengte 21 mm.
Van dorsocraniaal gezien.

komen gelukt. De glandulae parathyreoideae 4 daarentegen worden meestal niet rondom door weefsel afkomstig van de mediane schildklieraanleg ingesloten.

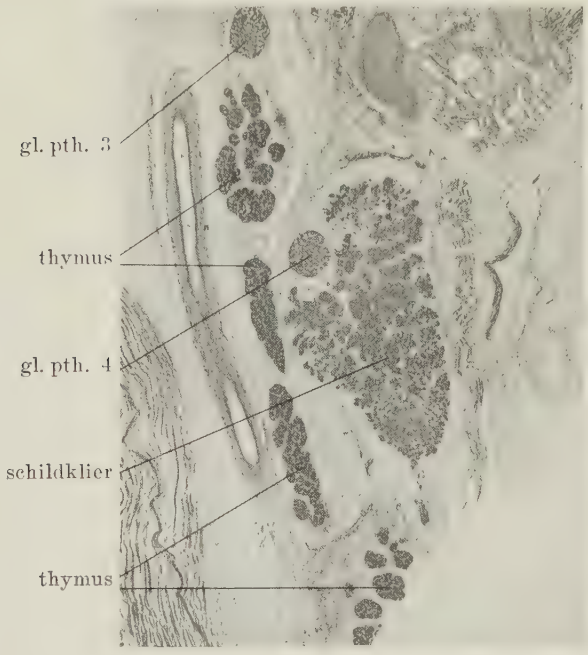
In de MICROFOTO No. 28 zien wij nogmaals in een niet zuiver sagittaal getroffen coupe een thymusstreng, die door haar kronkelend verloop niet overal getroffen werd. Aan haar craniale einde bemerken wij de glandula parathyreoidea 3. Ventraal van de thymusstreng is de schildklier gelegen, in welks dorsale oppervlak de glandula parathyreoidea 4 gelegen is.

Met deze foto voor oogen begrijpen wij de namen van binnenste (voor de gl. pth. 4 in de schildklier) en buitenste (voor de gl. pth. 3 aan de top van de thymusstreng, dus buiten de schildklier) epitheellichaampjes (K o h n). Evenzoo kunnen wij ons indenken, hoe G r o s c h u f f voor het binnenste (gl. pth. 4) en buitenste (gl. pth. 3) respectievelijk de namen parathyreoidea en parathymus voorstelde.

Men zal zich misschien afvragen, hoe is de onderlinge ligging van alle genoemde organen bij het pasgeboren en het volwassen schaap?

Ons antwoord daarop luidt: precies als wij in Fig. VIIa afbeeldden. Alleen gaan bepaalde deelen zich sterk ontwikkelen.

Bij het volwassen resp. pasgeboren schaap vonden wij links en rechts van het onderste deel van de pharynx een



Microfoto no. 28.
Scheef sagittale coupe. Thymus. Schildklier met de gl. pth. 3 en 4.
Vergrooting 30 ×
Embryo KKK. Ovis Aries. Kopstuitlengte 60 mm.
Glas 29: bovenste rij, 6de coupe van links.

dikke streng thymusweefsel, die zich vanaf de glandula submandibularis tot dorsaal van de pharynx uitstrekte. Ingebed in de top van de thymus, doch door bindweefsel hiervan gescheiden, lag de glandula parathyreoidea 3.

Deze dikke thymusstrengen versmalden naar caudaal en op het niveau van de schildklier bleken zij slechts te be-

staan uit een enkele mm. dun bandje, dat soms slechts uit bindweefsel bestond. Vervolgden wij deze smalle bandjes dan verder naar caudaal in de hals, dan bleken zij weer tot dikke strengen aan te zwellen, die elkaar dicht naderden om tenslotte in het vlak van de bovenste thoraxapertuur plotseling zeer smal te worden en daar samen te hangen met een (oogenschijnlijk) onparige thymusmassa in het mediastinum anterius. Deze laatste massa bleek evenwel immer uit twee door bindweefsel gescheiden deelen te bestaan. (N.b. het is dit deel van de thymus van het schaap, dat wij bij de mensch als thymus plegen te beschouwen).

Resumeerend zien wij dus hoe de thymus bij het schaap bestaat uit twee zeer lange strengen in de hals met een aanzwelling geheel craniaal en een geheel caudaal, die via een dun bandje samenhangen met de oogenschijnlijk ééne massa in het mediastinum anterius.

De schildklier bij het pasgeboren resp. volwassen schaap bestaat uit twee kwabben van ± 1 cm. lengte (volw.), die ter weerszijden van de onderrand van het schildkraakbeen gelegen en soms via een istmus verbonden zijn. Veelal bestaat deze isthmus slechts uit bindweefsel. Ingebed in het achtervlak van iedere zijkwab liggen de glandulae parathyreoideae 4, doch zóó, dat zij voor een deel niet door schildklierweefsel bedekt zijn. Macroscopisch zijn zij moeilijk te vinden, zoodat men deze kliertjes pas bij een volledig in coupes gelegde schildklier microscopisch kan aantoonen.

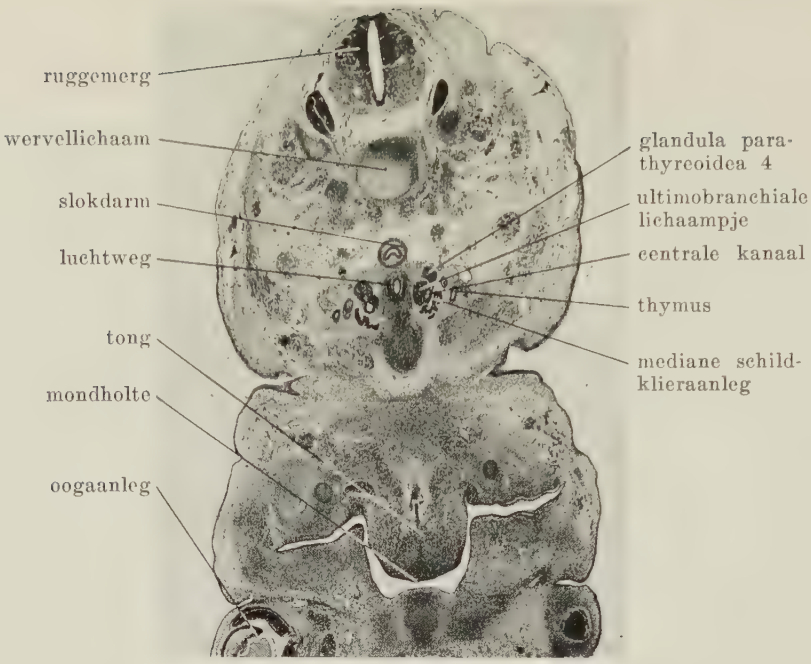
Een tweetal vragen resten ons nog ter beantwoording:

A. *Vormen de ultimobranchiale lichaampjes schilklierweefsel?*

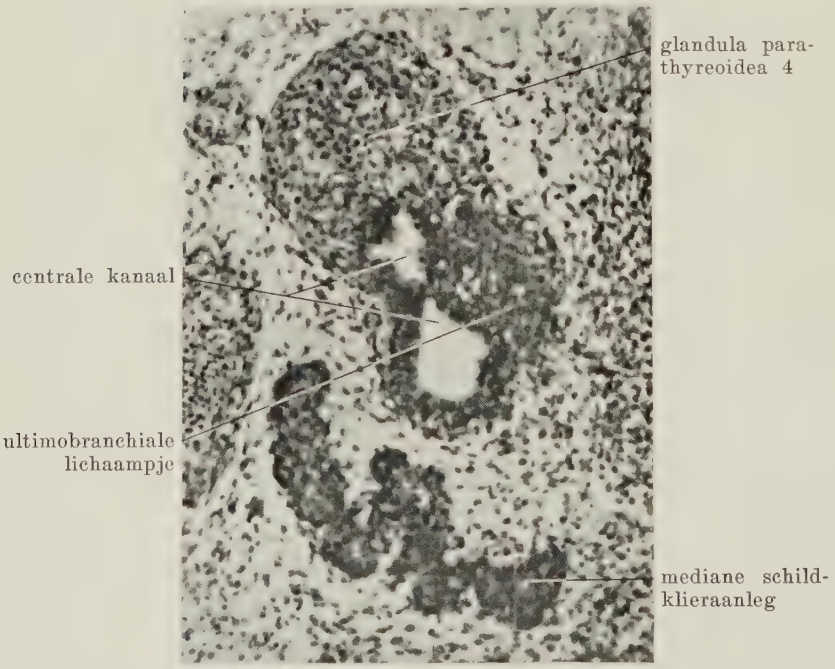
(Vraagstelling no. IV).

B. *Dragen de vesiculae praecervicalis bij tot de vorming van de thymus?*

(Vraagstelling no. VI).



Microfoto no. 29. Dwarscoupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 16 ×.
Embryo S. Ovis Aries. Kopstuitlengte ± 14 mm.
Glas 7: Onderste rij — 7de coupe van links.



Microfoto no. 30. Dwarscoupe. Mediane schildklieraanleg met het ultimobranchiale lichaampje en de glandula parathyreoidea 4. Vergrooting 200 ×.
Embryo S. Ovis Aries. Kopstuitlengte ± 14 mm.
Glas 7: Onderste rij — 7de coupe van links.

A. *Vormen de ultimobranchiale lichaampjes schildklierweefsel?*

Wij beginnen met de afbeeldingen van een coupe, waarin er van een versmelting van de derivaten van het caudale complex met de mediane schildklieraanleg nog geen sprake is, doch waarin zij elkaar wel reeds dicht genaderd zijn. In de microfoto's no. 29 en 30 geven wij resp. een overzichts- en een detailfoto. In no. 29 zien wij een oesophagus en een trachea, zoodat wij moeten besluiten, dat de kieuwdarm reeds verdwenen is en zich na de afsnoering van de inwendige kieuwzakjes, gedifferentieerd heeft tot slokdarm en luchtweg.

In de microfoto no. 30 bemerken wij de mediane schildklieraanleg en het caudale complex door een tamelijk breede zône van mesenchym van elkaar gescheiden. De mediane schildklieraanleg heeft de vorm van een wat kronkelige naar dorsaal concave plaat. Bij aandachtig beschouwen valt ons op, hoe de cellen waaruit de mediane schildklieraanleg is opgebouwd, neiging vertoonen om zich in groepjes te plaatsen. Wij zien vele ronde en donker gekleurde kernen, waarbij men de indruk krijgt, dat zij aan de periferie wat dichter opeengehoopt liggen. Het protoplasma heeft zich met de haematoxiline donker paars gekleurd.

Bezien wij vervolgens het caudale complex. Dit bestaat uit een dorsaal en een ventraal deel, in welk laatste wij een lumen aantreffen. Een derde soort cellen is niet aanwezig en gezien het feit dat wij in het dorsale deel duidelijk een glandula parathyreoidea herkennen, moet het ventrale deel wel het ultimobranchiale lichaampje zijn. Evenmin als in andere stadia konden wij een derde soort weefsel i.c. thymusweefsel aantoonen. Gezien dit feit moeten wij het vierde (resp. vijfde) inwendige kieuwzakje het vermogen ontzeggen om thymusweefsel te vormen.

(Vraagstelling No. VII).

Ofschoon de meer bijzondere histogenese van de glandulae parathyreoideae buiten het kader van onze vraagstellingen valt, geven wij een korte beschrijving van de bouw van deze orgaantjes.

Beginnen wij bij de stadia, waarin wij hen voor het eerst aantroffen. Bij embryo L. (kopstuitlengte 11 mm.) zagen wij voor het eerst de glandula parathyreoidea 3 optreden (Microfoto's no. 18 en 19). Het orgaantje was opgebouwd uit cellen met lichte ongeveer ronde kernen met een duidelijke chromatineteekening en een zich licht kleurend protoplasma. De cellen lagen wijd uit elkaar en van een bepaalde rangschikking was geen sprake. Enkele cellen met een donkerder kern scheidden genoemde cellen van het lumen van het derde inwendige kieuwzakje. Precies eenzelfde beschrijving is van toepassing voor de glandula parathyreoidea 4, die wij voor het eerst bij embryo N. (kopstuitlengte 13 mm.) aantroffen. (Microfoto's no. 26 en 27).

Thans terugkeerend tot onze microfoto's no. 29 en 30, herkennen wij dan ook met gemak de daarin aanwezige glandula parathyreoidea 4. Op enkele plaatsen zien wij in dit orgaantje een neiging van de cellen om zich in celbalkjes te gaan rangschikken, tusschen welke wij enkele nauwe spleten opmerken.

In het ventrale deel van het caudale complex — in het ultimobranchiale lichaampje dus — bemerken wij een lumen. Zooals reeds vroeger werd besproken is dit lumen een rest van het lumen, dat wij vroeger in het caudale complex aantroffen, toen dit nog niet was afgesnoerd van de kieuwdarm. Gezien het feit, dat dit lumen nà de afsnoering van het caudale complex van de kieuwdarm meestal niet reikt tot aan de glandula parathyreoidea 4, is er wel reden om aan te nemen, dat dit lumen een persistentie is van het vijfde inwendige kieuwzakje, uit welks wand immers het ultimobranchiale lichaampje ontstaat. Dit lumen noemen wij het centrale kanaal (P r e n a n t).

De cellen waaruit het ultimobranchiale lichaampje is opgebouwd, bezitten een misschien iets lichtere kern vergeleken met die van de mediane schildklieraanleg. Wel is er een duidelijk verschil in groepeering van de cellen, n.l. de bij de mediane schildklieraanleg beschreven neiging tot het groepeeren in knobbeltjes, ontbreekt bij het ultimobranchiale lichaampje ten eenenmale.

Fig. VIIIa geeft ons de afbeelding van de reconstructie, waarin juist de versmelting van de mediane schildklier-

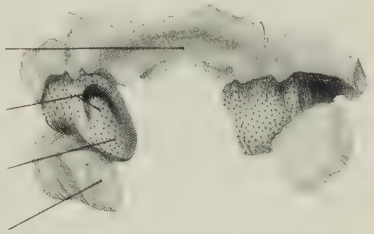
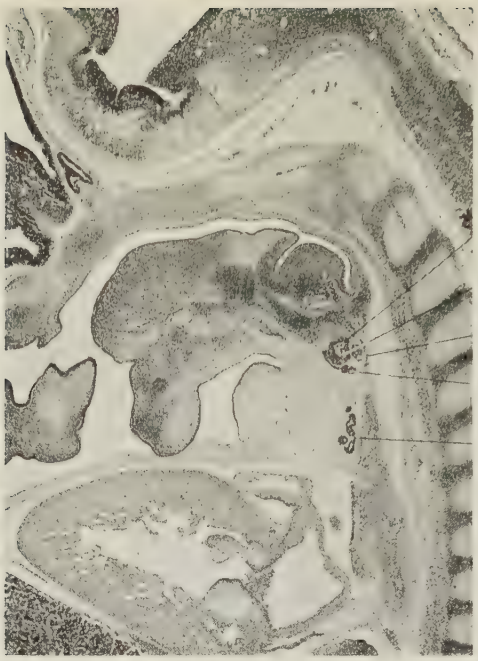


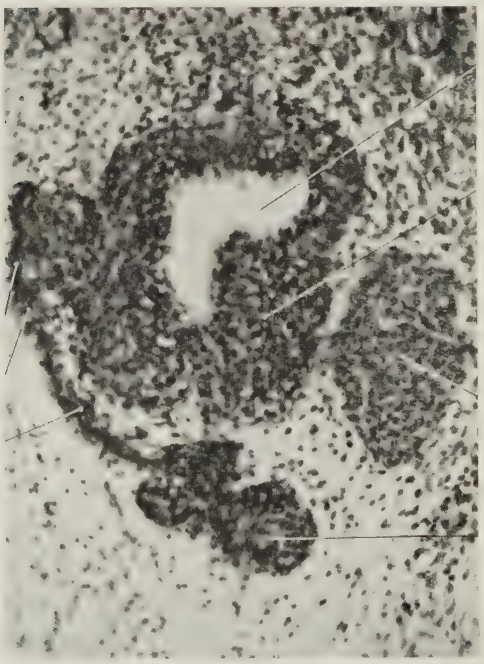
Fig. VIIIa.
Dubbelzijdige reconstructie van de mediane schildklieraanleg met de ultimobranchiale lichaampjes en de glandulae parathyreoideae 4.
66 × ware grootte.
Embryo T. Ovis Aries. Kopstuitlengte 19 mm.
Van dorsocraniaal gezien.

aanleg met de derivaten van het caudale complex wordt weergegeven.

Deze versmelting is evenwel nog slechts op een enkele plaats aanwezig, waarvan de microfoto's no. 31 en 32 ons juist een beeld geven.



Microfoto no. 31. Paramediane coupe. Overzichtsfoto.
Vergrooting 20 ×.
Embryo T. Ovis Aries. Kopstuitlengte 19 mm.
Glas 10: onderste rij — 6de coupe van links.

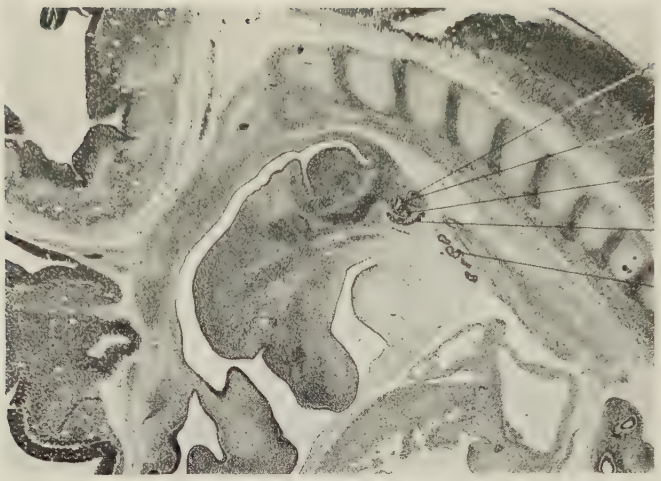


Microfoto no. 32. Paramediane coupe. De mediane schildklieraanleg versmelt juist met het ultimobranchiale lichaampje. Voorts de glandula parathyreoidea 4.
Vergrooting 250 ×.
Embryo T. Ovis Aries. Kopstuitlengte 19 mm.
Glas 10: onderste rij — 6de coupe van links.

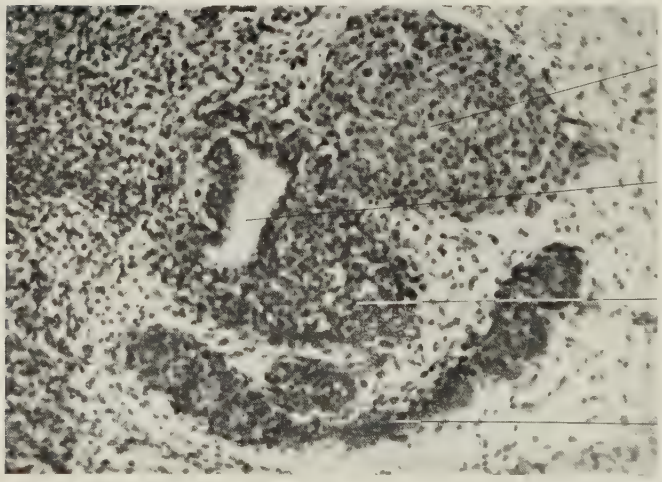
In verband met deze versmelting willen wij bijzondere nadruk leggen op het feit, dat hier onmiddellijk epitheel met epitheel versmelt en er van een interpositie van bindweefsel geen sprake is. Zulks in tegenstelling met wat de literatuur ons daaromtrent leerde, hoewel het dan andere embryonen betrof.

De bouw van de mediane schildklieraanleg en van de glandula parathyreoidea 4 is dezelfde gebleven. In het ultimobranchiale lichaampje zien wij allereerst het centrale kanaal met de hierin uitpuilende bouton central (P r e n a n t), waardoor dit lumen een geknikte vorm heeft gekregen. Speciale aandacht willen wij vragen voor de in het weefsel van het ultimobranchiale lichaampje aanwezige — oogenschijnlijk leege — witte plekken, die een eerste symptoom zijn van een veranderde kleurbaarheid van het protoplasma van deze cellen. (In embryo S. waren deze „witte" plekken slechts sporadisch aanwezig). Dit protoplasma, dat zich tot nu toe met haematoxiline donker paars kleurde, gaat thans in deze lichte plekken deze eigenschap verliezen en zich daarentegen juist met eosine licht rose kleuren. De structuur van het protoplasma, dat tot nu toe zoowel in de cellen van de mediane schildklieraanleg als in die van het ultimobranchiale lichaampje van korrelige aard is geweest, verandert op deze lichte plekken in een netwerkstructuur. Bij grootere embryonen zullen wij zien hoe deze eosinophilie van het protoplasma tenslotte overal in het ultimobranchiale lichaampje te voorschijn komt, waardoor er — tijdelijk — een tweede verschil gaat optreden tusschen de cellen van het ultimobranchiale lichaampje en die van de mediane schildklieraanleg.

Merkwaardig is het in dit verband op te merken, hoe in een zeer recente publicatie (Mei 1935) K i n g s b u r y voor kalfsembryonen juist het tegenover gestelde bepleitte en dit ook in zijn afbeeldingen duidelijk demonstreerde. Daarin kleurde zich het ultimobranchiale lichaampje zeer



Microfoto no. 33. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 20 ×.
Embryo T. Ovis Aries. Kopstuitlengte 19 mm.
Glas 10: Onderste rij — 10de coupe van links.

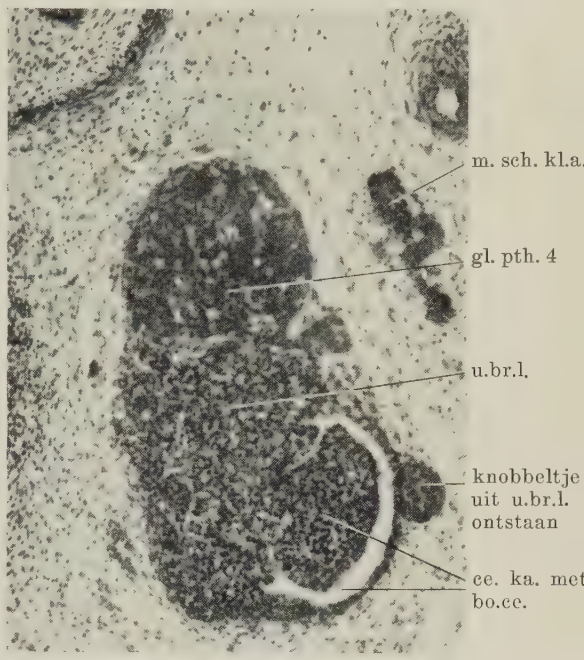


Microfoto no. 34. Paramediane coupe. De mediane schildklieraanleg ligt los van het ultimobranchiale lichaampje. Voorts de glandula parathyreoidea 4.
Vergrooting 250 ×.
Embryo T. Ovis Aries. Kopstuitlengte 19 mm.
Glas 10: Onderste rij — 10de coupe van links.

donker, terwijl de mediane schildklieraanleg veel lichter was.

Ter vergelijking geven wij in de microfoto's no. 33 en 34 het vlak weer, waarin er van een versmelting van de mediane schildklieraanleg met het ultimobranchiale lichaampje geen sprake is.

Microfoto no. 35.



Microfoto no. 36.

Microfoto no. 35. Sagittale coupe. Vergrooting 180 ×.
De mediane schildklieraanleg met het ultimobranchiale lichaampje en de glandula parathyreoidea 4.
Embryo BB. Ovis Aries. Kopstuitlengte 28 mm.
Glas 23: 8ste coupe van links.

Microfoto no. 36. Transversale coupe. Vergrooting 200 ×.
De mediane schildklieraanleg met het ultimobranchiale lichaampje en de glandula parathyreoidea 4.
Embryo DD. Ovis Aries. Kopstuitlengte 31 mm.
Glas: Bovenste rij — 6de coupe van links.

In de microfoto no. 35 zien wij rechts geheel door mesenchym omgeven, de glandula parathyreoidea 4 met een reeds typische structuur, die uit een netwerk van celbalkjes

bestaat. De mediane schildklieraanleg is uiteengevallen in een groot aantal celconglomeraten (bij embryo T wezen wij er reeds op hoe daar de cellen van de mediane schildklieraanleg zich gingen groepeeren), die het ultimobranchiale lichaampje rondom omgeven. Ook het centrale kanaal is nog aanwezig. Zeer evident is het verschil in kleurbaarheid van het protoplasma: het donkere — met haematoxiline paars gekleurde — korrelige protoplasma van de cellen van de mediane schildklieraanleg en het lichte — met eosine rose gekleurde — reticulaire protoplasma van de cellen van het ultimobranchiale lichaampje. Van eenige groepeering van de cellen is bij het laatst genoemde orgaantje nog geen sprake. Oogenschijnlijk zien wij overal een scherpe grens tusschen de mediane schildklieraanleg en het ultimobranchiale lichaampje. Hierdoor is het niet mogelijk na te gaan of ook het ultimobranchiale lichaampje in staat is zulke donkere celconglomeraten, zooals de mediane schildklieraanleg die bezit, te vormen.

In de microfoto no. 36 zien wij de glandula parathyreoidea 4 vastzitten aan het ultimobranchiale lichaampje, waarin wij nog een typisch centraal kanaal en bouton central ontdekken.

Ten eerste val ons op, hoe het protoplasma van de cellen van het ultimobranchiale lichaampje donkerder is geworden, zoodat er nauwelijks nog verschil is met dat van de cellen van de mediane schildklieraanleg, die wij rechts boven in de foto zien liggen.

Wat evenwel in deze foto nog meer onze speciale aandacht trekt, is de aanwezigheid van een celconglomeraat, dat — rechts in de afbeelding — vastzit aan het ultimobranchiale lichaampje, juist daar waar deze de dunne wand van het centrale kanaal vormt. Dit knobbeltje is uit het weefsel van het ultimobranchiale lichaampje ontstaan, immers vervolgden wij onze seriecoupes naar beide richtingen

vanaf deze coupe, dan bleek dit knobbeltje in een achttal coupes aanwezig te zijn. Men zag het langzaam te voorschijn komen uit de celmassa van het ultimobranchiale lichaampje om er eenige coupes verder weer in te verdwijnen. In geen van deze coupes grensde ook maar één enkele cel van de mediane schildklieraanleg aan het ultimobranchiale lichaampje. Een zoodanig contact kwam pas vele tientallen coupes verder tot stand. In de hier afgebeelde coupe krijgt men dan ook inderddaad de indruk, dat de cellen van het ultimobranchiale lichaampje zich op de voor de celconglomeraten van de mediane schildklieraanleg zoo typeerende wijze gaan rangschikken. Ook in andere coupes werd het zoo juist beschreven proces — óók centraal in de massa van het ultimobranchiale lichaampje — herhaalde malen geconstateerd.

Zonder nu een definitieve uitspraak te durven doen, pleiten deze feiten ons inziens vóór de opvatting, dat het ultimobranchiale lichaampje in staat is om weefsel te vormen gelijk aan dat van de — nog niet volwassen — mediane schildklieraanleg in dit stadium.

Wij zeggen met opzet „in dit stadium".

Immers gesteld, dat het ultimobranchiale lichaampje zich geheel of ten deele kan veranderen in weefsel, identiek aan dat van de nog niet volwassen (géén colloidbevattende follikels) mediane schildklieraanleg, dan moet er een moment komen, waarop de schildklier uitsluitend uit één soort weefsel — zij het dan óók nog met een embryonaal aspect — gaat bestaan, waaruit zich dan geleidelijk de volwassen schildklier met zijn colloidbevattende follikels ontwikkelt.

Doch óók in het geval, dat dit gestelde niet waar zou zijn, zien wij tenslotte (embryo van ± 100 mm. kopstuitlengte) nog maar één soort weefsel, dat dan ook nog niet de volwassen toestand weergeeft. Niets wijst er dan nog op, dat er op een vroeger tijdstip midden in dit orgaan een

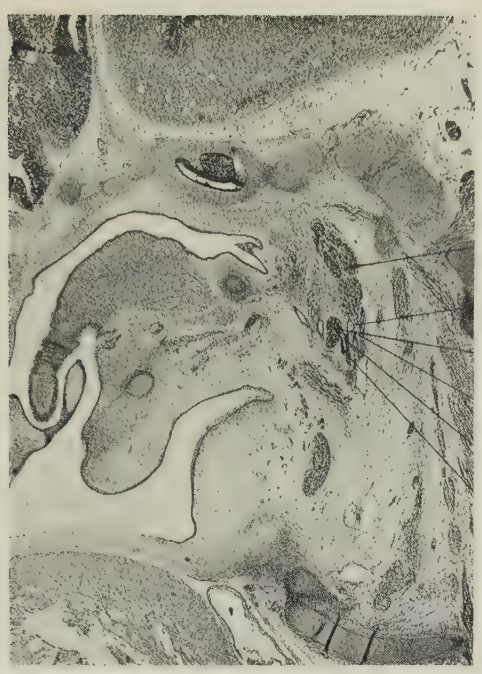
ander soort weefsel heeft gelegen dan in de periferie en dat geleidelijk is verdwenen. Ook het centrale kanaal is dan al lang als laatste rest verdwenen.

Wij wijden met opzet hier even uit, omdat wij er op willen wijzen, dat onze vraag *niet* luiden kan „vormen de ultimobranchiale lichaampjes schildklierweefsel, d.i. volwassen schildklierweefsel met colloidbevattende follikels", maar dat deze vraag luiden moet „zijn de ultimobranchiale lichaampjes — op welk moment dan ook — in staat weefsel te vormen waaruit op dat zelfde moment de mediane schildklieraanleg bestaat".

Immers gedurende de periode, dat dit laatste mogelijk is, is er geen volwassen schildklierweefsel met colloidbevattende follikels.

Welnu het is vóór de opvatting, neergelegd in de laatste formuleering, dat onze feiten spreken, want óók het feit, dat wij nimmer zagen, dat het weefsel van het ultimobranchiale lichaampje „teekenen van degeneratie" vertoonde, zooals K i n g s b u r y beweerde bij menschelijke embryonen, is een argument, zij het dan in negatieve zin, hiervoor.

Microfoto no. 37. Sagittale coupe. Vergrooting 445 ×.
De schildklier met het centrale kanaal.
Ovis Aries. Embryo van ± 80 mm. kopstuitlengte.



Microfoto no. 38. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 20 ×.
Embryo X. Ovis Aries. Kopstuitlengte 23 mm.
Glas 11: Bovenste rij — 5de coupe van links.

Microfoto no. 39. Paramediane coupe. Vergrooting 360 ×.
De glandula parathyreoidea 3 met de thymusaanleg, waarin lumen en de vesicula praecervicalis.
Embryo X. Ovis Aries. Kopstuitlengte 23 mm.
Glas 11: Bovenste rij — 5de coupe van links.

Bij grootere embryonen zagen wij tenslotte de massa van het weefsel van het ultimobranchiale lichaampje aldoor afnemen. De laatste maal, dat wij een rest hiervan aantroffen, was het in de vorm van het centrale kanaal bij een embryo van ± 80 mm. kopstuitlengte, waarvan wij in de microfoto no. 37 een afbeelding geven. Onze aandacht viel daarbij op de aanwezigheid van groote blazige, het lumen van het centrale kanaal begrenzende cellen, waarvan de ronde donkere kernen aan de periferie van het cellichaam lagen. Mesenchym scheidde hen van het omringende schildklierweefsel.

Over de beteekenis van deze cellen durven wij ons niet uit te laten. In dit stadium bestond de schildklier uit één soort weefsel, dat opgebouwd was uit een netwerk van dicht op elkaar gehoopte celbalkjes, waartusschen nauwe capillairen gelegen waren. Pas bij een embryo van 17 cm. kopstuitlengte ontwikkelden deze celbalkjes zich tot blaasjes, waarvan een enkele colloid bevatte. Bij een embryo van 20 cm. kopstuitlengte tenslotte bestond de geheele schildklier uit colloidbevattende follikels. Opvallend was daarbij de groote bloedrijkdom van het weefsel tusschen de follikels.

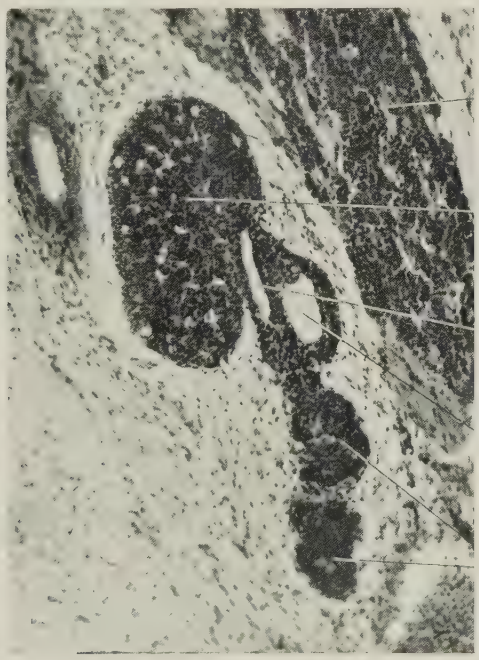
De vesiculae praecervicales.

In de microfoto's no. 38 en 39 geven wij resp. in een overzichts- en een détailfoto de glandula parathyreoidea 3, het craniale thymusuiteinde en de vesicula praecervicalis weer.

Wij bemerken hoe in het craniale einde van de thymusstreng een lumen, dat zonder twijfel een rest is van het derde inwendige kieuwzakje. Het weefsel van de thymus bestaat uit cellen met een (meestal) licht gekleurd protoplasma. Van eenige bepaalde rangschikking — wij denken hier b.v. aan een van schors en merg — is geen sprake.

Dorsaal hiervan zien wij onmiddellijk omgeven door vagusvezels de vesicula praecervicalis in de vorm van een peervormig lumen en met een wand bestaande uit cellen met een donker protoplasma en dicht op elkaar gelegen kernen.

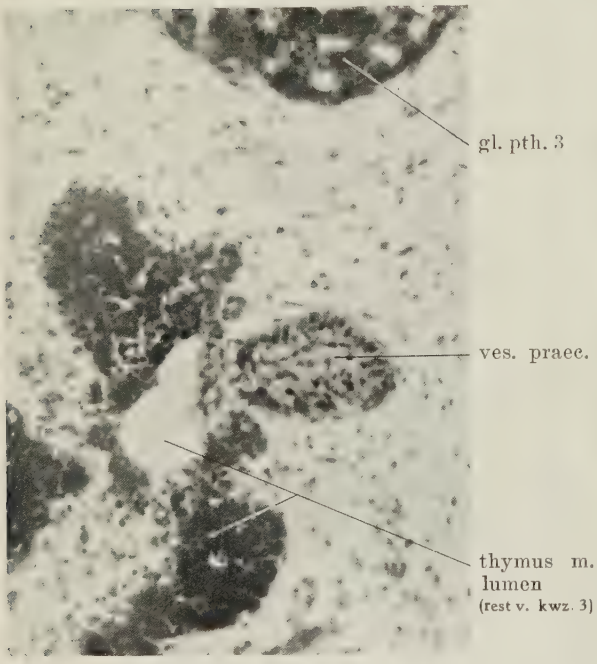
Microfoto no. 40. Paramediane coupe. Overzichtsfoto. Vergrooting 20 ×.
Embryo BB. Ovis Aries. Kopstuitlengte 28 mm.
Glas 14: Bovenste rij — 6de coupe van links.



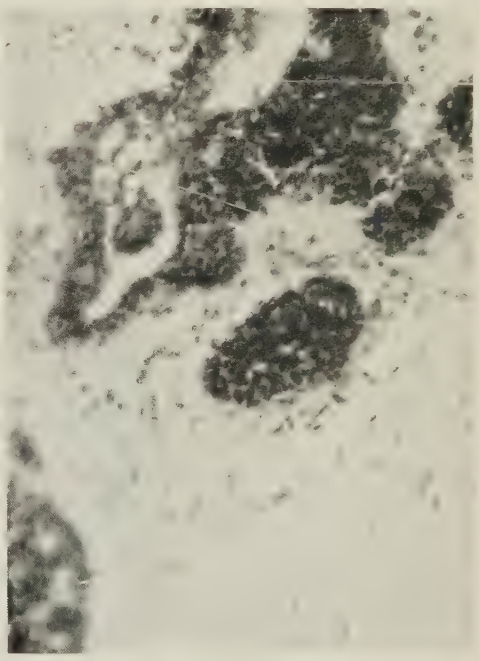
Microfoto no. 41. Paramediane coupe. Thymusaanleg met de glandula parathyreoidea 3 en de vesicula praecervicalis. Vergrooting 360 ×.
Embryo BB. Ovis Aries. Kopstuitlengte 28 mm.
Glas 14: Bovenste rij — 6de coupe van links.

In de microfoto no. 40 en 41 zien wij dit complex van de glandula parathyreoidea, het craniale thymusuiteinde en de vesicula praecervicalis weer, maar thans zijn er eenige veranderingen opgetreden.

De vesicula praecervicalis is thans door mesenchym van het ganglion nodosum en de vagusvezels gescheiden. Haar wand is wat dikker, terwijl de cellen wat verder uit elkaar liggen, waardoor zij wat lichter schijnen.



Microfoto no. 42.



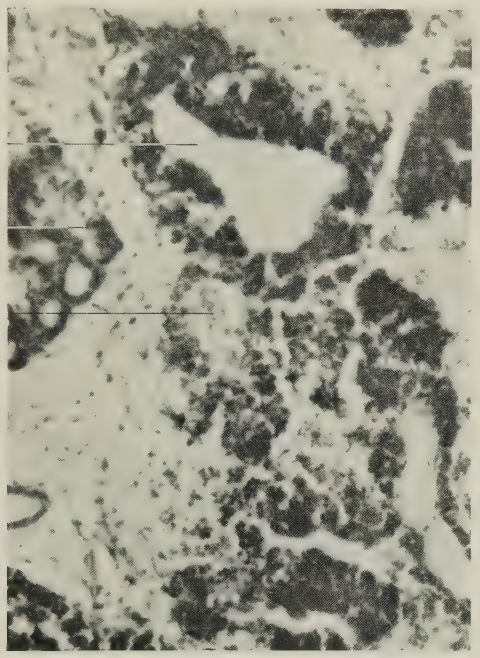
Microfoto no. 43.

Microfoto no. 42. Sagittale coupe. Vergrooting 310 ×.
Het craniale thymusuiteinde met de vesicula praecervicalis en de glandula parathyreoidea 3.
Embryo GGG. Ovis Aries. Kopstuitlengte 55 mm.
Glas 36: Bovenste rij — 4de coupe van links.

Microfoto no. 43. Sagittale coupe. Vergrooting 310 ×.
Het craniale thymusuiteinde en de glandula parathyreoidea 3.
Embryo GGG. Ovis Aries. Kopstuitlengte 55 mm.
Glas 65: Bovenste rij — 5de coupe van links.

Bij embryo GGG (microfoto's no. 42 en 43) vinden wij op dezelfde plaats de glandula parathyreoidea 3, het craniale thymusuiteinde en de vesicula praecervicalis terug, maar de laatste thans zonder lumen.

Wij zien in microfoto no. 42 hoe de vesicula praecervicalis uit geheel andere cellen is opgebouwd. Aan de



Microfoto no. 44. Sagittale coupe. Vergrooting 310 ×.
Het craniale thymusuiteinde met de glandula parathyreoidea 3.
Embryo KKK. Ovis Aries. Kopstuitlengte 60 mm.
Glas 39: Onderste rij — 4de coupe van links.

periferie bemerken wij een dichte opeenhooping van kernen, doch meer centraal is hun aantal veel kleiner. Zij zijn, evenals het protoplasma, veel lichter gekleurd. Het zich met eosine kleurende protoplasma heeft een duidelijk reticulaire structuur. Ook op de plek, waar dit ovale blaasje aan het lumen van het craniale thymuseinde grenst, zien wij dezelfde cellen, die wel totaal verschillen van de cellen van

de thymus in dit stadium, die een ronde en donkere kern bezitten.

In de microfoto no. 43 zien wij bij hetzelfde embryo deze cellen eveneens, maar thans aan het einde van de andere thymusstreng.

Het zijn groote blazige cellen met een hoekige licht gekleurde kern, die aan de periferie van de duidelijk zichtbare celwand gelegen is. Het protoplasma van deze cellen kleurde zich zeer licht met eosine (het bezat een reticulaire structuur), waarvan men de indruk kreeg, dat er groote vacuolen in voorkwamen. Wij kleurden dan ook deze cellen met Soedan III op vetten, doch zonder resultaat. Andere kleuringen van dit zeer kleine celgroepje ($\pm$ 50 μ) op lipoiden, glycogeen enz., konden vanwege technische bezwaren niet worden uitgevoerd. Wil men n.l. dit celgroepje vinden, dan moet het embryo in seriecoupes van ieder 10 μ gelegd worden. Het was dan ook louter toeval, dat het ons bij de Soedan kleuring gelukte dit celgroepje te vinden.

Wat ook de functie, wat ook het lot moge zijn van deze cellen, vóór de opvatting dat de vesiculae praecervicales, waaruit zij stammen, in staat zijn thymusweefsel te vormen, pleit geen enkel argument. Daarvoor is hun bouw te zeer verschillend van die van de thymus zelf.

Wel kan men met zekerheid zeggen, dat deze merkwaardige verandering in het celbeeld van de vesiculae praecervicales niet een toevalligheid is, doch integendeel een normaal optredende eindphase voorstelt. Immers ook bij andere embryonen van $\pm$ 60 mm. kopstuitlengte vonden wij deze typische phase in de ontwikkeling van de vesiculae praecervicales (zie microfoto no. 44) en telkenmale moesten wij constateeren, dat zoowel in het linker als in het rechter craniale einde van de thymusstreng deze merkwaardige cellen van de vesiculae praecervicales aanwezig waren.

Bij wat grootere embryonen, $\pm$ 80 mm. kopstuitlengte, werden zij niet meer gevonden.

Samenvatting deel II.

A. *Wij bespraken de waarschijnlijkheid, dat de ultimobranchiale lichaampjes in staat zijn op een bepaald moment van de embryonale ontwikkeling weefsel te vormen, identiek aân dat van de mediane schildklieraanleg op dat stadium. Wij zagen n.l. de kleurbaarheid van het protoplasma van de cellen van het ultimobranchiale lichaampje gelijk worden aan dat van de cellen van de mediane schildklieraanleg, nadat gedurende een lange periode hieraan voorafgaande, de kleurbaarheid van de cellen van het ultimobranchiale lichaampje geringer was — dus lichtere cellen — dan die van de mediane schilklieraanleg (zulks in tegenstelling met de literatuurgegevens). Tevens zagen wij hoe de cellen van het ultimobranchiale lichaampje zich groepeerden op een wijze, die tot dan toe typisch was voor de cellen van de mediane schildklieraanleg.*

(Vraagstelling No. IV).

B. *Wij zagen hoe de cellen van de vesiculae praecervicales op een uiterst karakteristieke wijze veranderden. Wij namen aan, dat deze tot nu toe onbekende phase in de ontwikkeling van de vesiculae praecervicales vermoedelijk een normaliter voorkomende eindphase voorstelt.*
Wij ontkenden tenslotte dat de vesiculae praecervicales, oorspronkelijk afsnoeringen van het linker en rechter uitwendige 3de kieuwzakje, in staat zijn weefsel te vormen, identiek aan dat van de thymus op dat stadium. Zonder nader in te gaan op de structuur van de thymusstrengen op dat stadium, kunnen wij wel vaststellen, dat er een zwakke aanduiding was van een scheiding van schors en merg, maar dat het karakteristieke element, de lichaampjes van H a s s a l, nog niet aanwezig waren. Deze zagen wij pas bij een embryo van ± 80 mm. kopstuitlengte optreden.

(Vraagstelling No. VI).

LITERATUURINDEX.

Adelmann, Howard B. Journ. Comp. Neur. 37, 1925.

Anderson, E. L. The development of the pharyngeal derivatives in calf (Bos Taurus). Anat. Rec., Vol. 24, p. 25—37, 1922.

Arey, L. B. Developmental Anatomy. A textbook and laboratory manual of Embryology, 1930.

Arnold, Fr. Kurze Angaben einiger Anatomischen Beobachtungen. Medicin. Chir. Zeitung, fortgesettzt von J. N. Ehrhardt, Bd. IV, Beobachtung VIII, 1831.

—— Handbuch der Anatomie des Menschen mit besonderer Rücksicht auf Physiologie u. prakt. Med. Freiburg i. B. Herdersche Buchh. 2 Bd., 2 Abt., p. 940/1.

Arnold, J. Ueber die Struktur des Ganglion intercaroticum. Virchow's Arch. Bd. 33, p. 190—209, Tf. IV, 1865.

Baber, E. Cr. Researches on the minute Structure of the thyroid gland. Philosoph. transactions of the Royal Society, Part 3, 1881.

Badertscher, J. A. The fate of the ultimobranchial body in the pig (Sus scrofa). American Journal of Anatomy, Vol. 23, p. 89—131, 1918.

Bemmelen, J. van. Ueber vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitt. a. d. Zool. Stat. z. Neapel, Bd. VI, 2, 1885.

—— Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. No. 244, 1887.

—— Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. 1886.

—— Ueber die Suprapericardialkörper. Anat. Anz. Band 4, No. 13, 1889.

Blumreich. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen für den Organismus. Berlin. Klin. Wochenschrift, 1896.

Boeke, J. Leerboek der beschrijvende Ontleedkunde van den Mensch. Deel III, 1925.

Bonnet, R. Entwicklungsgeschichte. Vierte Auflage, 1920.

Born, G. Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. Micr. Anat., Bd. 22, 1883.
Broek, A. J. P. van den. Ontwikkelingsgeschiedenis van den mensch. 1921.

Christiani, H. Sur les glandes thyroidiennes chez le rat. C. R. Hebd. de la Soc. de Biol., Serie 9, T. 4, pag. 798/799, 1892.
—— Des glandules parathyroidiennes chez la souris et le campagnol. Arch. de Physiol. norm. et path., 1893.
Cunningham, D. J. Textbook of Anatomy, 1915.

Ellenberger, W. und Baum, H. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin, 1915.
Elze, Curt. Beschreibung eines menschlichen Embryo von ca. 7 mM. grösster Länge, usw. Anat. Hefte, Vol. 35, p. 409—492, 1907.
Erdheim, J. Ueber Schilddrüsenaplasie. Beitr. path. Anat. 35, 1904.

Fischel, A. Entwicklungsgeschichte. (Handboek van de embryologie) 1930.
—— Lehrbuch der Entwicklung des Menschen (1929).
Fischelis. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Gl. Thyr. und Gl. Thymus. Arch. f. micr. Anat., Bd. 25, 1885.
Fleischmann, G. De chondrogenesi asperae arteriae et de situ oesophagi abnormi nonnulla. Erlangen 1820.
Fox, Henry. The pharyngeal pouches and their derivatives in the mammalia. Amer. Journ. of Anatomy, Vol. 8, No. 3, p. 187—250, 1908.
Fröhner, R. und Disselhorst, R. Zur Morphologie und Anatomie der Halsanhänge beim Menschen und den Ungulaten. Anat. Anz., Bd. 28, 1906. Biblioth. Med. Abs. Stuttgart 1907.
Froriep, A. Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der 5. Versammlung in München, 1891.
—— Ueber Kiemenspaltorganen der Selachierembryonen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., München, 1891.
—— Ueber Anlage von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmusculatur. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierkopfes. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. His und Braun, p. 1—55, T. F. I u. II.

Getzowa, S. Ueber die gl. parathyreoideae. Intrathyreoideale Zellhaufen derselben und Reste des Postbranchialen Körpers. Virchow's Arch. Path. Anat. B. 188. Folge, 18. B (8), H. 2, p. 181—235, 1907.

—— Zur Kenntnis des postbr. Körpers und der branch. Kanälchen des Menschen. Virchow's Arch. B. 205, H. 2, p. 208—257, 1911.

Gley, E. Contribution à l'étude des effets de la thyroidectomie chez le chien.

—— Recherches sur la fonction de la glande thyroide.

—— Effets de la thyroidectomie chez le lapin.

—— Nouvelles recherches sur les effets de thyroidectomie chez le lapin.

—— Les résultats de la thyroidectomie chez le lapin. Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1893.

—— Recherches sur le rôle des glandules thyroidiennes du chien.

Gley, E. et Phisalix. Sur la nature des glandules tyroidiennes du chien. C. R. de la Soc. de Biol. V, 1893.

Götte, A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.

—— Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Greil, A. Ueber die Anlagen der Lungen sowie der Ultimobranchialen (postbranchialen, supraperikardialen) Körper bei anuren Amphibien. Anat. Hefte 29, 1905.

Groschuff, K. Bemerkungen zu der vorläufigen Mitteilung von Jacoby: „Ueber die Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse''. Anat. Anz., Bd. 12, 1896.

—— Ueber das Vorkommen eines Thymussegmentes des vierten Kiementasche beim Menschen. Anat. Anz., Bd. 17, p. 161—170, 1900.

Grosser, O. Zur Kenntnis des Ultimobranchialen Körpers beim Menschen. Anat. Anz., Bd. 37, 1910.

—— Der Nerv des fünften Visceralbogen beim Menschen. 1910.

—— Zur Entwicklung des Vorderdarmes menschl. Embryonen bis 5 mM. gröszter Länge. Sitzungsber. kais. Akad. Wissensch., Wien. Math. Naturwiss. Kl., Bd. 120, Abt. 3, p. 271—311, 1911.

—— Zur Entwicklung des Kiemendarmes und des Respirationsapparatus. Handb. Entwickl. Gesch. des Menschen, herausgegeben von Franz Keibel und Franklin P. Mall, p. 436—482, 1911.

Grüber, W. Ueber die Glandula thyreoidea accessoria. Virchow's Arch. 66, 1876.

Hammar, J. A. Studien über die Entwicklung des Vorderdarmes und einiger angrenzenden Organe.

1e Abteilung: Allgemeine Morphologie der Schlundspalten beim Menschen. Entwicklung des Mittelohrraumes und des äuszeren Gehörganges. Arch. f. micr. Anat., Bd. 59, 1902.

2e Abteilung: Das Schicksal der zweiten Schlundspalte. Zur ver-

gleichenden Embryologie und Morphologie der Tonsille. Arch. f. micr. Anat., Bd. 61, 1903.

—— Ein beachtenswerter Fall von kongenitaler Halskiemenfistel nebst einer Uebersicht über die in der normalen Ontogenese des Menschen existierenden Vorbedingungen solcher Miszbildungen. Ziegler's Beitr. z. path. Anat. u. allg. Path., Bd. 36, 1904.

—— Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz., Bd. 27, p. 23—30 und 41—89.

Heer, A. Zur Entwicklung und Morphologie der Appendices colli (Glöckchen, Berlocken) der Ziege. Inaug. Diss. Zürich, 1922.

Heppner. Virchow's Arch., Vol. 46, 1869.

Hermann, G. et Verdun, P. Persistance des corps postbranchiaux chez l'homme. C. R. Soc. Biol., Serie 11, T. 1, 1899.

His, W. Anatomie menschlicher Embryonen. III. Zur Geschichte der Organe. Mit 156 Abb. im Text und Atlas. Leipzig, F. C. W. Vogel, 1861.

—— Anatomie menschlicher Embryonen. Embryonen des ersten Monates. Mit 17 Holzschnitten und Atlas. Leipzig, F. C. W. Vogel, 1868.

—— Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. Anat. und Entwicklungsg. von His und Braune, p. 319.

—— Ueber den Sinus praecervicalis und die Thymusanlage. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt., 1886.

—— Schlundspalten und Thymusanlage. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt., 1889.

Hoffmann, C. K. Ueber die Beziehungen der ersten Kiementaschen zu der Anlage der Tuba Eustachii und des cavum tympani. Arch. f. micr. Anat., Bd. 23, 1884.

Hofmeister, F. Zur Physiologie der Schilddrüse. Fortschr. der Medicin, 1892.

Hückel, R. Die Entwicklungsstörungen der Schilddrüse. Die Morphologie der Miszbildungen des Menschen und der Tiere. E. Schwalbe, 1932.

Hürthle, K. Beiträge zur Kenntnis des Secretionsvorganges in der Schilddrüse. Arch. für die ges. Phys. L. VI, 1894.

Huschke, A. Ueber die Kiemenbogen und Kiemengefäsze beim bebrüdeten Hühnchen. Isis von Oken, 1827.

Jacoby, M. Ueber die mediane Schilddrüsenanlage bei Säugern. Anat. Anz., Bd. 10, p. 49—55, 1894.

—— Ueber die Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotidendrüse. Anat. Anz., Bd. 12, 1896.

Kadyi, H. Ueber accessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. Arch. f. Anat. u. Phys., 1878.

Kastschenko, N. Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mier. Anat., Bd. 30, p. 1—26, 1887.

Keibel, F. und Elze, C. Normentafeln des Menschen. Jena, 1908.

Keibel, F. und Mall, F. Die Entwicklung des Kiemendarmes und des Respirationsapparatus. Entw. Geschichte des Menschen. Leerboek v. O. Grosser, 1911.

Kingsbury, B. F. On the so-called ultimobranchial body of the mammalian embryo-man. Anat. Anz., Bd. 47, p. 609—627, 1915.

—— Fate of the ultimobranchial body within human thyroid gland. Anatomical Record 61, Jan. 1935.

—— Ultimobranchial body and the thyroid gland in the fetal calf. Amer. Journal of Anatomy, Vol. 56, No. 3, 1935.

Koch, F. Ein merkwürdiger Fall von hochgradig verkleinerter, vorwiegend kleicystisch umgewandelter Niere; Ursache wahrscheinlich Steinbildung. Diss. Göttingen, 1925.

Kolliker, A. v. Entw. Geschichte des Menschen und der höheren Tiere. Aufl. 2, Leipzig, 1879.

Kohn, A. Studien über die Schilddrüse. Arch. f. Mier. Anat., Bd. 44, p. 366—422, 1895.

Kull, H. A. The late embryonic development of the thyroid gland in the albino rat. Anat. Rec., Vol. 32, 1926.

Lewis, F. T. The fifth and sixth arches and the related pharyngeal pouches in the rabbit and the pig. Anat. Anz., Bd. 28, p. 607—613, 1906.

Liesner, E. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. 13, p. 402—426, 1889.

Lucae, A. Anatomische Untersuchungen der Thymus im Menschen und in Tieren. Francfurt a. Main, 1811—1812.

Lupo. Contribuzione all'istologica della tiroide. Progr. medico, Napoli 1888.

Luschka, H. Ueber die drüsenartige Natur des sogenannten Ganglion intercaroticum. Arch. f. Anat. Phys. u. wissenschaft. Medicin, herausg. v. Reichert und Dubois Reymond, p. 405—444 mit Tf. XB.

—— Die Anatomie des Menschen, 1 Bd., 1 Abt. Die Anatomie des menschlichen Halses. Mit 35 Holzschnitten. Tübingen, Lauppsche Buchh., p. 421—426, 1862.

Mac Callum, W. G. and Marshall Fabyan. On the anatomy of a myxoedematous idiot. John Hopkins Hospital Bulletin 18, No. 198, p. 341, 1907.

Madelung. Anatomisches und chirurgisches über die Glandula Thyreoidea accessoria. Arch. f. klin. Chir. 24, 1879.

Mangold, O. Transplantationsversuche zur Frage der Specifität und der Bildung der Keimblätter. Arch. f. micr. Anat. u. Entw. mech., Bd. 100, 192.

Marchand, F. Beiträge zur Kenntnis der normalen und path. Anat. der Glandula Carotica und der Nebennieren. Inter. Beitr. z. wiss. Med. Festschr. f. R. Virchow, Bd. 1, p. 537—581, 1891.

Maresch, R. Kongenitaler Defekt der Schilddrüse bei einem elfjährigen Mädchen mit vorhandenen „Epithelkörperchen''. Zeitschr. f. Heilk., Bd. 19, 1898.

Maurer, F. Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1888.

—— Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morph. Jahrb., Bd. XXVII, 1899.

—— Echidna. Jena'sche Denkschrifte 6. Semon. Zool. Forsch. reisen 3, 1899.

—— Die Entwicklung des Darmsystems. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Oscar Hertwig, 1906.

Mayr, Th. Die Drüsenknopfe: Thymus und Tholus am Metapharynx der Säuger. Gegenbauers morph. Jahrb., Bd. 45, p. 1—56, 1912.

Meckel, Fr. Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie und Physiologie. Halle, 1802—1806.

Merkel, Fr. Die Anatomie des Menschen. 1913.

Merten, A. Historisches über die Entdeckung der Glandula Suprahyoidea. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. (Anat. Abt.), 1879.

Meuron, P. de. Recherches sur le développement du Thymus et de la glande thyroide. Recueil zool. Suisse 3, 1886.

Moodey, R. O. Some features of the histogenesis of the thyroid gland in the pig. Anat. Record, Vol. 4, p. 429—452, 1910.

Moussu, G. Effets de la thyroidectomie chez nos animaux domestiques. Compt. rend. Soc. Biol., 1892.

Müller, W. Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jena'sche Zeitschr., Bd. 6, 1871.

Nicolas, A. Nouvelles recherches sur les organes thyroidiens chez les rongeurs. C. R. Soc. Biol., T. 45, N. S. IV, 1893.

—— Glande et glandules thyroides chez les Chiroptères. Bull. d. l. Soc. d. Sc., Nancy, 1893.

—— Recherches sur les Vésicules à l'épith. cilié annxées aux dérivés branchiaux. Bibliogr. Anat. Nancy, p. 171—183, 1896.

—— Nouvelles recherches sur les glandes parathyroides. Bibliogr. Anat. Nancy, 1897.

Norris, E. H. The early morphogenesis of the human thyroid gland. Amer. Journ. of Anat. 24, 1918.

Paltauf. Ueber die Geschwülste der Gl. Carotica nebst einem Beitrage zur Histologie und Entwickl.gesch. derselben. Ziegler: Beitr. z. pathol. Anat. u .allg. Path., Bd. 9, 1892.

Payne, F. A seven somite human embryo. Anat. Rec. (Amer. Soc. Zool.) 26, 1923.

Peuker, H. Ueber einen Fall von kongenitalem Defekt der Schilddrüse mit vorhandenen „Epithelkörperchen". Zeitschr. f. Heilkunde, Bd. 20, 1899.

Pfoertner. Zeitschrift für rationelle Medicin. III Reihe, 1869.

Piersol, G. A. Human Anatomy, 1930.

—— Ueber die Entwicklung der embryon. Schlundspalten und ihrer Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888.

Prenant, A. Contributions à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroide et de la glande carotidienne. La cellule, T. 10, fasc. 1, p. 87—184, 1894.

Prentiss, Ch. W. Embryology. 1915.

Rabl, C. Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prag. med. Wochenschrift, No. 52, 1886.

Rabl, H. Die Entwicklung des Thyreo-thymischen Systems beim Maulwurf. Sitz. Ber. k. Akad. Wissensch., Wien, Bd. 117 u. 118, 1909.

—— Ueber die Abkömmlinge der Kiementaschen und das Schicksal der Halsbucht beim Meerschweinchen. Verhandl. Anat. Ges. 25, Vers. Leipzig 1911. Anat. Anz., Bd. 38, Ergänzungsheft 2, p. 157—161, 1911.

Rathke, H. Eine Entgegnung an Huschke. Isis von Oken, 1828.

—— Ueber die Entwicklung der Atmungswerkzeuge bei den Vögeln und Säugetieren. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. XIV. Bonn, 1828.

Remak, R. Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin, 1855.

Rogers, W. M. The fate of the ultimobranchial body in the white rat. American Journ. of Anatomy, Bd. 37—38, 1926—1927.

Rogowitsch, N. Sur les effets de l'ablation du corps thyroide chez les animaux. Arch. de physiol. norm. et path., 1888.

Sandstroem, J. Om en ny körtel hos menniskan och åtskilliga djäggdjur. Uppsala. Läkare förenings Förhandlinger 15, 1880.

Schaffer, J. und Rabl, H. Das Thyreo-thymische System des Maulwurfs und der Spitzmaus. Sitzungsber. d. kais. Akad. zu Wien, 1909.

Schaper, A. Ueber die sogenannten ep. Körper Gl. Parathyreoidea in der seitlichen Nachbarschaft der Schilddrüse und der Umgebung der Arteria Carotis der Säuger und des Menschen. Arch. f. micr. Anat., Bd. 46, p. 239—279, 1895.

Schilder, P. Ueber Miszbildungen der Schilddrüse. Virchow's Arch. 203, p. 245, 1911.

Schmitt, M. B. Ueber die Flimmerzysten und die drüsigen Anhänge des Ductus thyreoglossus. Festschr. f. B. Schmitt. Jena, 1896.

Seessel. Zur Entwicklungsgesch. des Vorderdarmes. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877.

Selle, Raymond M. The embryology of the thyroid, parathyroid and thymus of the pacific bat. (Antrozous pacificus Merriam). Amer. Journal of Anatomy, Vol. 56, No. 2, 1935.

Simon, C. H. Thyroide latérale et glandule thyroidienne chez les Mammifères. Thèse de Nancy, p. 151, 1896.

Stieda, L. Untersuchungen über die Entwicklung der gl. Thymus, gl. thyr., gl. car. Leipzig, 1881.

Stilling, H. A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison. Revue de Médicine, 1890.

—— Zur Anatomie der Nebennieren. Virchow's Arch., Vol. 109, 1887.

Streckeisen, A. Beiträge zur Morphologie der Schilddrüse. Virchow's Arch. 103, 1886.

Tandler, J. Ueber die Entwicklung des V. Aortabogens und der V. Schlundtasche beim Menschen. Anat. Hefte, Bd. 38, 1909.

Tidemann. Zie „Mayr, Th.".

Tourneux, F. et Soulié, A. Sur l'existence d'une V. et d'une VI. poche endodermique chez l'embryon humain. C. R. Soc. Biol. 1907.

Tourneux, F. et Verdun, P. Ontw. thyr. -thymus -parathyr. (Mensch). Journal de l'anat. et de la phys. C. R. Soc. Biol. 1897.

—— Ontw. parathyr. (Mensch). C. R. Soc. Biol. 1896—1897.

—— Ontw. thyr. Thymus parthyr. (Mensch). C. R. Soc. Biol. 1897.

—— Sur les premiers développements de la thyroide, du thymus et des glandules parathyroidiennes. Journ .de l'anat. et phys., Année 1897, p. 305—325.

Valentin. Zie „Mayr, Th.".

Verdun, P. Contribution à l'étude des glandes satellites de la thyréode chez les mammifères et en particulier chez l'homme. Thèse de Toulouse, 1897.

—— Sur les dérivés de la quatrième poche branchiale chez le chat. C. R. Soc. Biol. 1897, 10 série, Vol. 4, p. 1003/5.

Verneuil. Globules épidermiques dans le thymus. C. R. Soc. Biol., 1856.

Wallenberg. Anatomische und morphologische Untersuchungen über die Carpal- und Mentalorgane der Suiden. Anat. Anz., Bd. 37, 1910.

Wegelin, C. Handbuch der spez. path. Anatomie und Histologie. Henke-Lubarsch, 1926.

Weller, G. Louis. Development of the thyroid, parathyroid, and thymus glands in man. Nr. 14. Contributions to Embryology, Vol. XXIV, Nrs. 139, 143, September 1933. Carnegie Institution of Washington.

Winiwarter, H. de. Histologie du corps branchial ultime. C. R. Soc. Biol. 89, 1923.

—— Observations sur l'appareil parathyroidien de quelques mammifères. C. R. Ass. Anat. 21, 1926.

—— Développement de foyers thymiques aux dépens des corps thyroides et parathyroides. C. R. Ass. Anat. 21, 1926.

Wölfler, A. Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin, 1880.

Zielinska, M. Beiträge zur Kenntnis der normalen und der strumösen Schilddrüse des Menschen und des Hundes. Arch. f. Path. Anatomie, B. 136, H. 1, S. 170—194.

Zuckerkandl, E. Ueber eine bisher noch nicht beschriebene Drüse in der regio suprahyoidea. Stuttgart, 1879.

—— Die Entwicklung der Schilddrüse und der Thymus bei der Ratte. Anat. Hefte, Abt. 1, Arb. a. Anat. Inst., H. 66—B 21, p. 1—28.

Lijst van de afbeeldingen van de schemata, reconstructies en microfoto's.

---

1. Schema van Cunningham betreffende de sinus praecervicalis.
2. „ „ de kieuwspletenderivaten (Groschuff, 1896).

Embryo OO, Ovis aries, kopstuitlengte 5 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving			
I *a*	33 ×	eenz. reconstr.	v. d. cr. lich. helft	v. lateraal	gezien
b	33 ×	„ „	„ „ „ „ „	v. mediaal	„
c	50 ×	„ „	„ „ „ „ „	v. „	„
d	33 ×	„ „	v. h. lumen v. d. kw. d. + uitstulp. . .	v. lateraal	„
e	66 ×	„ „	v. h. caud. deel v. kw. d.	v. mediaal	„
f	66 ×	„ „	v. h. lumen v. d. kw. d. + uitstulp. . .	v. „	„

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving			
1.	16 ×	overzichtsfoto		mediane	coupe
2.	200 ×	med. sch. kl. aanl. en bulb. art. . .		„	„
3.	16 ×	overzichtsfoto		lat. gelegen	coupe
4.	200 ×	3e en 4e inw. kieuwzakje		„ „	„

Embryo C, Ovis aries, kopstuitlengte 7 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving		
II *a*	33 ×	eenz. reconstr. v. d. cr. lich. helft		v. lateraal gezien
b	33 ×	„ „ „ „ „ „ „		gez. vanuit vlak evenw. a. h. med. vl.
c	66 ×	„ „	v. d. wand v. caud. deel v. d. kieuwd.	v. mediaal gezien
d	66 ×	„ „	v. h. lumen v. d. kw. d. + uitstulp. . .	„ „
e	33 ×	„ „	v. h. lumen v. d. kw. d. + uitstulp. . .	„ „ „
f	66 ×	„ „	v. d. kieuwd. m. vaten	„ „ „

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
5	16 ×	Overzichtsfoto	mediane coupe
6	200 ×	mediane sch.kl. aanl.	„ „
7	16 ×	Overzichtsfoto	paramed. „
8	200 ×	caud. kieuwzakjes	„ „

Embryo G, Ovis aries, kopstuitlengte 9 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving	
III *a*	33 ×	eenz. reconstr. v. h. lumen v. d. kw. d. + uitstulp.	v. mediaal gezien

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
9	16 ×	overzichtsfoto	mediane coupe
10	200 ×	mediane sch.kl. aanleg	„ „
11	16 ×	overzichtsfoto	paramed. „
12	200 ×	caud. kieuwzakjes	„ „

Embryo I, Ovis aries, kopstuitlengte 10 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving	
IV *a*	66 ×	eenz. reconstr. v. 2e en 3e inw. en 3e uitw. kieuwz.	v. mediaal gezien

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
13	16 ×	ligging kwz. 3 en kwz. 3′	laterale coupe
14	16 ×	„ „ „ „ „ „	„ „
15	16 ×	„ „ „ „ „ „	„ „

Embryo L, Ovis aries, kopstuitlengte 11 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving	
V *a*	33 ×	eenz. reconstr. v. d. cr. lich. helft	gez. v. lateraal
b	33 ×	„ „ „ „ „ „ „	„ „ paramed.vl.
c	33 ×	„ „ v. h. lumen v. d. kw. d. + uitstulp. . .	„ „ mediaal
d	66 ×	„ „ v. kw. d. met vaten, zen.	„ „ „
e	66 ×	„ „ v. caud. deel v. kw. d. met vaten en zen.	„ „ ventraal

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
16	16 ×	overzichtsfoto	mediane coupe
17	200 ×	mediane sch.kl. aanleg	„ „
18	16 ×	overzichtsfoto	paramed. „
19	200 ×	kwz. 3 met gl. pth. 3	„ „
20	16 ×	overzichtsfoto	„ „
21	200 ×	caud. kieuwz. met k. a. 5	„ „

Embryo YY, Ovis aries, kopstuitlengte 12.5 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
22	16 ×	overzichtsfoto	paramed. coupe
23	200 ×	kwz. 3 met ves. prc. en gl. pth. 3 .	

Embryo N, Ovis aries, kopstuitlengte 13 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving	
VI*a*	66 ×	dubb.z. reconstr. v. kw.d. met med. sch.kl. aanl., ubr. l., thm., gl. pth. 3 en 4	gez. v. ventraal
b	66 ×	dubb.z. reconstr. v. kw.d. met deriv.	„ „ lateraal
c	33 ×	eenz. reconstr. v. kw.d. en deriv. .	„ „ ventraal
d	66 ×	„ „ „ „ „ „ ,	„ „ lateroventr.
e	33 ×	lich.wand v. fig. VI *c* en *d* . . .	„ „ lateraal

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
24	16 ×	overzichtsfoto	paramed. coupe
25	136 ×	kwz. 3 met beginn. thm.vorming en gl. pth. 3	„ „
26	16 ×	overzichtsfoto	„ „
27	248 ×	kwz. 4 en 5 met gl. pth. 4, en k.a. 5	„ „

Embryo BBB, Ovis aries, kopstuitlengte 13.50 mm.

Schema naar een reconstructie vervaardigd.

Embryo U, Ovis aries, kopstuitlengte 21 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving	
VII*a*	33 ×	dubb.z. reconstr. v. med. sch.kl. aanl. ubr. l., gl. pth. 3 en 4 en thm. .	gez. v.ventrocran.
b	33 ×	dubb.z. reconstr. v. med. sch.kl. aanl. ubr. l. en gl. pth. 4	„ „ dorsocran.

Embryo KKK, Ovis aries, kopstuitlengte 60 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
28	28 ×	thm., sch.kl. met gl. pth. 3 en 4 . .	scheef sag. coupe

STELLINGEN.

I.

„Blackspores" op de maagwand van een vrouwelijke Anopheles houde men slechts dan voor veranderde malaria-parasieten, wanneer zij zich binnen een duidelijke oöcysten-wand bevinden.

II.

De naam status thymico-lymphaticus voor het hiermee bedoelde ziektebeeld is onjuist.

III.

Het is niet waarschijnlijk, dat de ziekte van C u s h i n g uitsluitend berust op een basophiel adenoom van de hypophyse.

IV.

De door K o t t m a n n verkondigde meening, dat bij de pathogenese van verschillende schildklieraandoeningen veranderingen van het dispergeerend vermogen van het bloedplasma een belangrijke rol vervullen, berust op onvoldoende gronden.

V.

Het is onzeker of men de morphologische veranderingen in de schildklier van ratten tengevolge van A-avitaminose als degeneratie mag opvatten.

(Dissertatie Th. Hart de Ruyter, A'dam 1934)

VI.

Bij het ontstaan van het promontorium spelen mechanische oorzaken géén rol.

(Ztschr. f. An. u. Entw. Gesch. Bnd 103, Heft 4)

VII.

Bij het onderwijs in de Anatomie stelle men de studenten in de gelegenheid de resultaten van de ontleding van het cadaver te vergelijken met de verhoudingen zooals die bij het levende model worden aangetroffen.

VIII.

Voor de differentiaaldiagnose tusschen de wandelende en de dystopische nier passe men bij voorkeur de arteriographie toe.

Embryo S, Ovis aries, kopstuitlengte ± 14 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
29	16 ×	overzichtsfoto	dwarscoupe
30	200 ×	med. sch.kl. aanl. met ubr. l. en gl. pth. 4	„

Embryo T, Ovis aries, kopstuitlengte 19 mm.

RECONSTRUCTIES.

	Vergrooting	Beschrijving	
VIII*a*	66 ×	dubb.z. reconstr. v. med. sch.kl. aanl. met ubr. l. en gl. pth. 4 . . .	v. dorsocran. gez.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
31	16 ×	overzichtsfoto	paramed. coupe
32	200 ×	med. sch.kl. aanl. versmelt met ubr. l. Voorts de gl. pth. 4	„ „
33	16 ×	overzichtsfoto	„ „
34	200 ×	med. sch.kl. aanl. ligt los v. h. ubr. l. Voorts de gl. pth. 4	„ „

Embryo BB, Ovis aries, kopstuitlengte 28 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
35	144 ×	med. sch.kl. aanl. met ubr. l. en gl. pth. 4	sagitt. coupe

Embryo DD, Ovis aries, kopstuitlengte 31 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
36	160 ×	med. sch.kl. aanl. met ubr. l. en gl. pth. 4	transvers. coupe

Embryo Ovis aries, kopstuitlengte 80 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
37	445 ×	sch.kl. met het centr. kan.	sagitt. coupe

Embryo X, Ovis aries, kopstuitlengte 23 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
38	16 ×	overzichtsfoto	paramed. coupe
39	288 ×	gl. pth. 3 met thm. aanl., waarin lumen en ves. prc.	„ „

Embryo BB, Ovis aries, kopstuitlengte 28 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
40	16 ×	overzichtsfoto	paramed. coupe
41	288 ×	thm. aanl. met gl. pth. 3 en ves. prc.	„ „

Embryo GGG, Ovis aries, kopstuitlengte 55 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
42	248 ×	cran. thm. uiteinde met ves. prc. en gl. pth. 3	sagitt. coupe
43	248 ×	cran. thm. uiteinde en gl. pth. 3 .	„ „

Embryo KKK, Ovis aries, kopstuitlengte 60 mm.

MICROFOTO'S.

	Vergrooting	Beschrijving	
44	248 ×	cran. thm. uiteinde met gl. pth. 3 .	sagitt. coupe